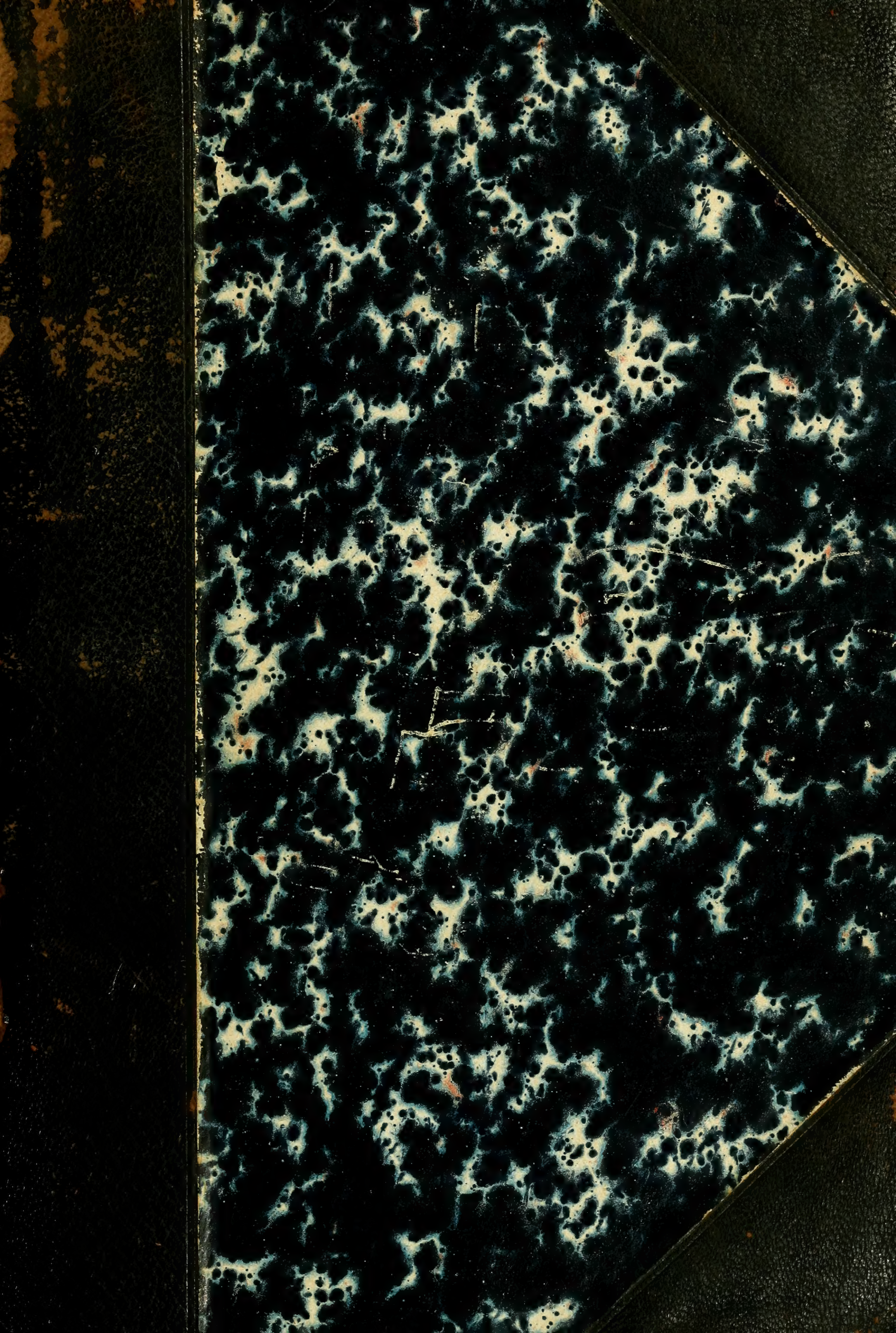
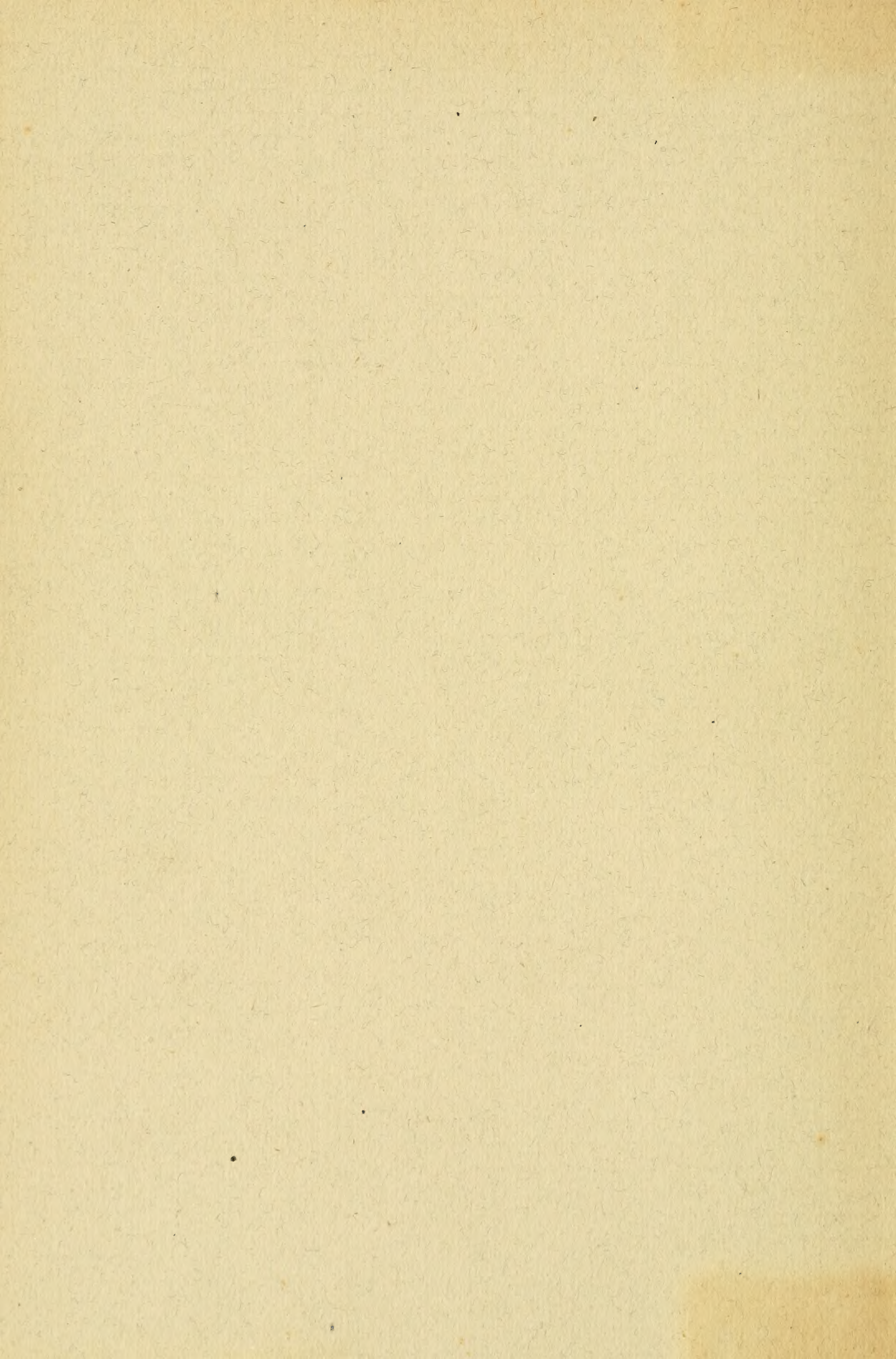
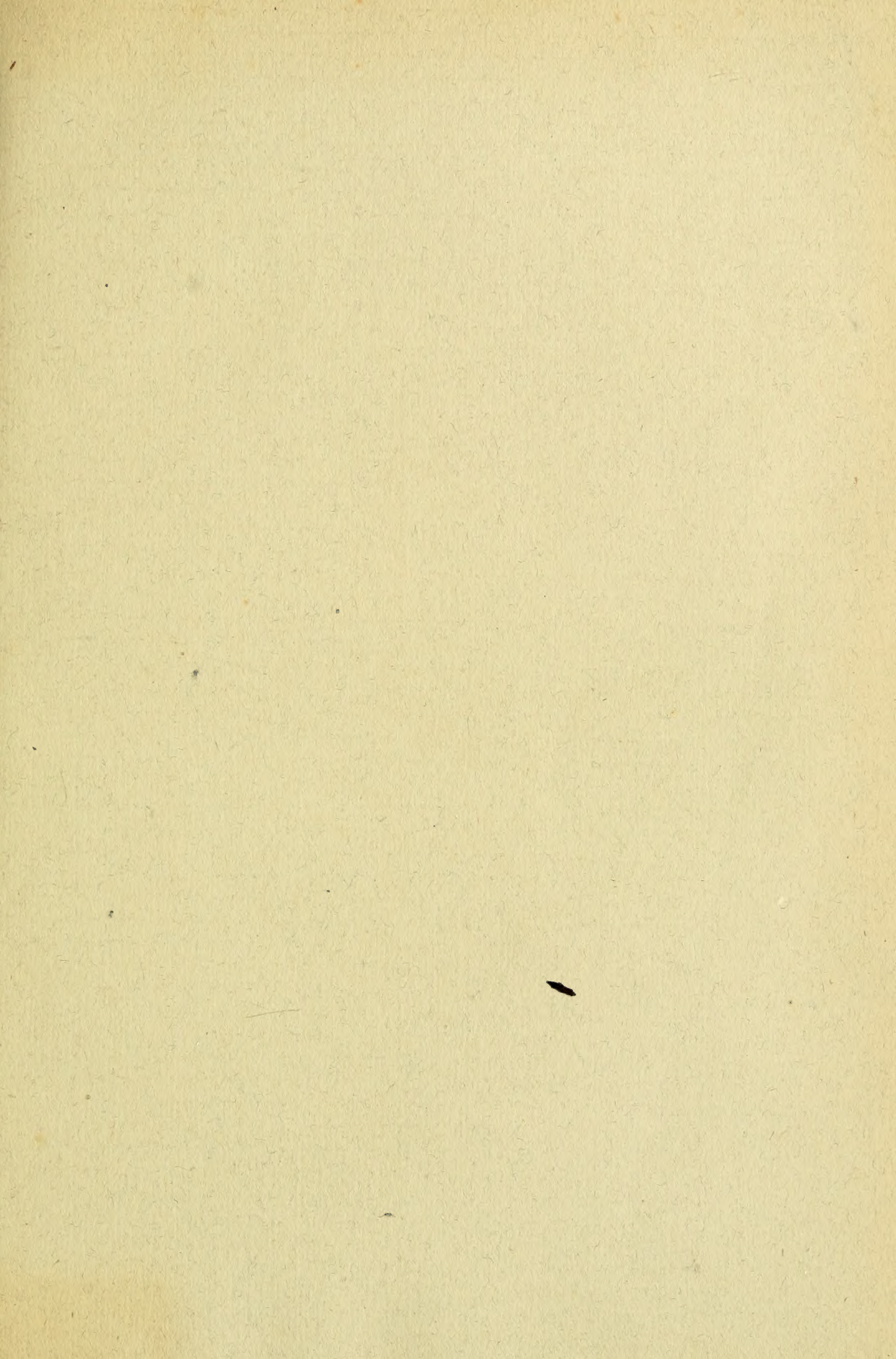
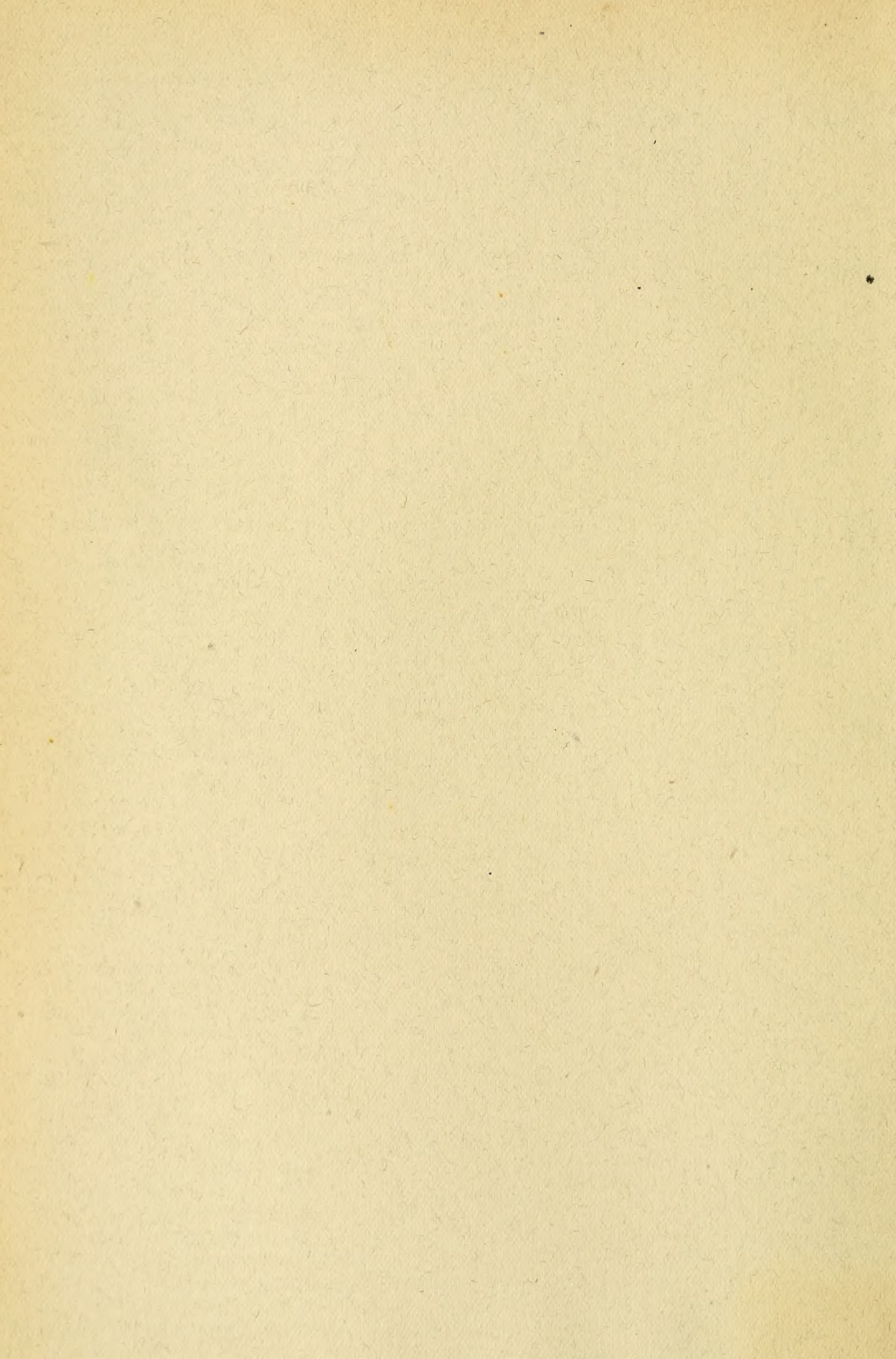
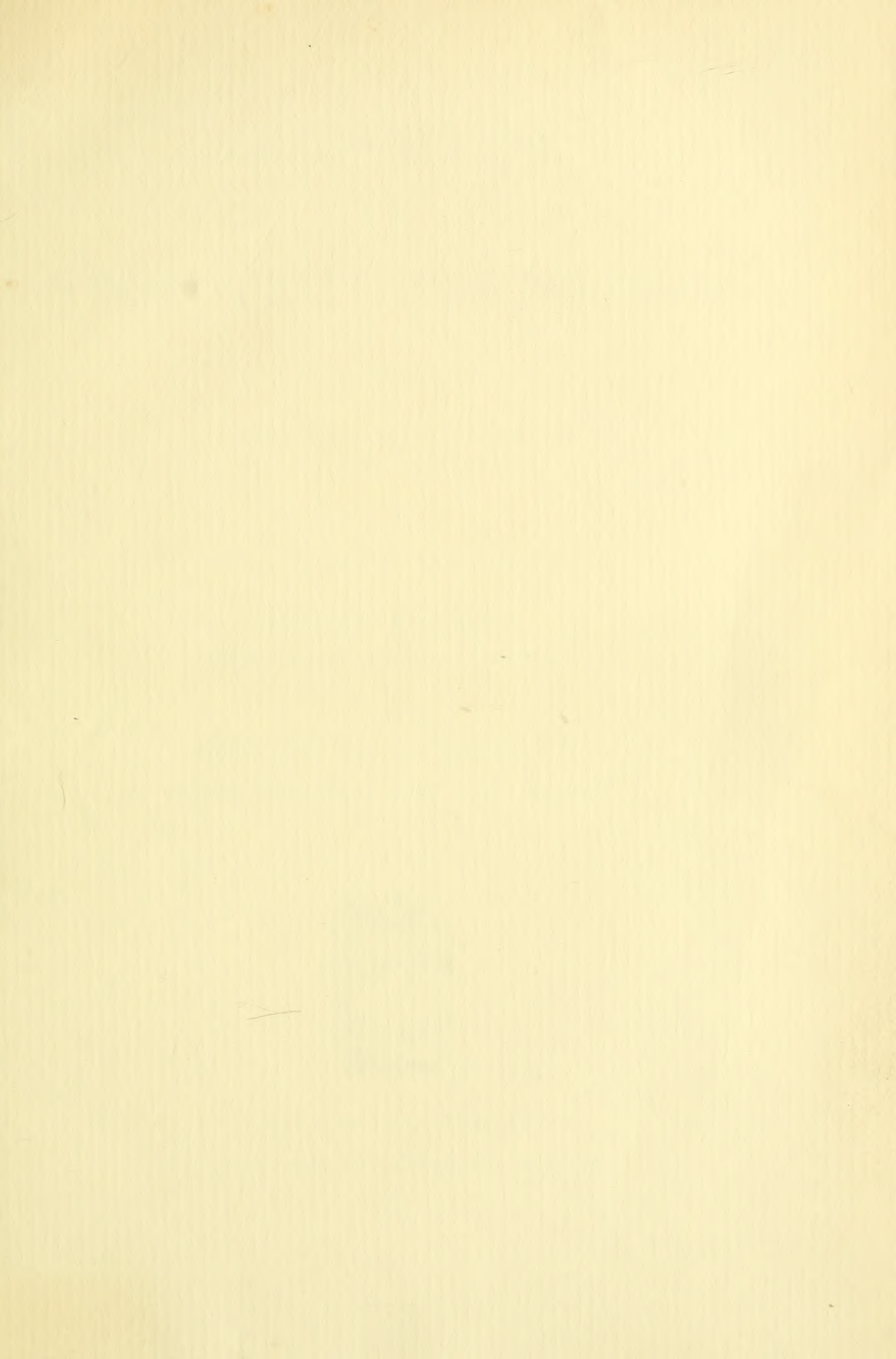












ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTELFTER BAND

MIT 231 FIGUREN IM TEXT UND 9 TAFELN



LEIPZIG UND BERLIN

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1914

Inhalt des hundertelften Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 28. Juli 1914

Zweites Heft

Ausgegeben den 4. August 1914

Drittes Heft

Ausgegeben den 20. Oktober 1914

Viertes Heft

Ausgegeben den 8. Dezember 1914

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und zu den phylogenetischen Beziehungen der Gordiuslarve.

Von

Anton Mühldorf.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität in Czernowitz.)

Mit 4 Figuren im Text und Tafel I—III.

Inhaltsverzeichnis.

Trotz der großen Fortschritte unsrer Erkenntnis der Süßwasserfauna im letzten halben Jahrhundert, entziehen sich gewisse Tiere der einheimischen Gewässer noch immer mit erstaunlicher Geschicklichkeit unserer Beobachtung. Mit größter Geduld scheinen sie ihr geheimnisvolles Treiben und ihre dadurch bedingte Organisationsverhältnisse dem begierigen Auge des Naturforschers verschleiern zu wollen.

Zu diesen Widerspenstigen gehören auch die Gordiiden. Über ihre Biologie weiß man soviel wie nichts; alle Vermutungen über den mysteriösen Wirtswechsel wurden nach Experimentvornahme hinfällig. Kaum, daß man mit Hilfe der modernen Technik etwas von ihrer Organisation erfuhr und auf Grund dieser einige Anhaltspunkte für den Vergleich mit andern Tierklassen gefunden zu haben glaubte, tritt schon diesen Befunden die Embryologie entgegen. Denn von der Entwicklungsart der Organe bis zur vollständig organisierten Larve sind die Gordiiden isoliert dastehend; die Larve selbst ist ein Unikum, das sehr wenig Anknüpfungspunkte mit andern Larven bietet. Dennoch verweisen sämtliche Autoren, welche die Verwandtschaftsbeziehungen der Saitenwürmer zu ergründen bestrebt waren, auf die Ontogenie, ohne zu ahnen, daß gerade hier die schwierigsten Verhältnisse obwalten und gerade durch diese alle Brücken, die vermittelnd zwischen den nächsten Tierreihen geschlagen wurden, niedergerissen werden. Seit dem Jahre 1848, da GRUBE zuerst *Gordius*-Larven beobachtete, bis zum heutigen Tage ist unsre Kenntnis von der *Gordius*-Larve, soweit es für die phylogenetischen Zwecke erforderlich ist, eine sehr geringe. Nur infolge der großen Schwierigkeiten enthält sich TRETJAKOV (1901) und MONTGOMERY (1904) aller vergleichenden Angaben, wenn auch ersterer und insbesondere letzterer einige ganz unzweideutige Angaben macht. Und tatsächlich fühlt man sich beim oberflächlichen Studium der Larve und ihrer Primärentwicklung zu so manchen scheinbar guten Vergleichen hingezogen, die jedoch gewiß fallen müssen, wenn man nur genauer in die Verhältnisse eindringt. Man muß hier um so vorsichtiger sein, als man in Unkenntnis der Biologie zu seinem Studium nicht sämtliche Entwicklungsstadien bis zum geschlechtsreifen Tiere heranziehen kann und den Zusammenhang der larvalen Organisation mit der der adulten Tiere nur zu ahnen vermag.

Nun ist von den Autoren des verflossenen Dezenniums nur SCHEPOTIEFF (1907) auf eine Vergleichung der *Gordius*-Larve eingegangen und glaubte eine Ähnlichkeit derselben mit den Echinoderen sowohl im äußeren Habitus als auch insbesondere in der inneren Organisation

gefunden zu haben, was ihn zu folgenden Schlüssen veranlaßt: »Bekanntlich nähern sich die Echinoderiden einerseits sehr den Gastrotrichen und den Rotatorien, anderseits zeigen sie gewisse Beziehungen zu den Nematoden. Wenn wir die Gordiaceen von Echinoderenähnlichen Organismen ableiten, so erklärt sich auch eine gewisse Übereinstimmung zwischen deren Organisation und der der Nematoden.«

Die Arbeit SCHEPOTIEFFS bedurfte zunächst einer genauen Nachprüfung, da er darin zu völlig andern Resultaten gelangte als sie MONTGOMERY (1904) in seiner Arbeit "The Development and Structure of the Larva of *Paragordius*" dargestellt hat, welche Arbeit SCHEPOTIEFF nicht mitberücksichtigt zu haben scheint, da er ihrer nicht mit einem Worte gedenkt. Zugleich war es notwendig, die Ursache dieser so differenten Befunde an den Larven so nahe stehender Tiere ausfindig zu machen.

Bereits 1908 hatte C. ZELINKA auf die Widersprüche der beiden Forscher aufmerksam gemacht und ging auf dieses Thema in anregender und genauer Weise ein; trotzdem war bis zum Jahre 1913 keine diesbezügliche Abhandlung erschienen, obgleich einige Forscher dieses Thema in Angriff zu nehmen versprachen. Auf diese interessanten Tiere wurde ich im November 1911 von meinem hochgeehrten Lehrer Prof. Dr. C. ZELINKA aufmerksam gemacht. Insbesondere wurde mir die Aufgabe übertragen nachzuforschen, ob das Dissepiment, das den Larvenkörper in zwei Hälften teilt und dem scheinbar ein großer phylogenetischer Wert zukommt, tatsächlich vorhanden sei oder nicht. Die vorgerückte Jahreszeit erlaubte mir infolge Materialmangel eine Beschäftigung mit diesem Thema nicht, gestattete aber eine genaue Einsichtnahme in die an Widersprüchen reiche Literatur.

Erst mit dem Frühjahr 1912 konnte an eine systematische Bearbeitung der Embryologie der Gordiaceen gedacht werden.

Nachdem das Manuskript schon für den Druck fertig vorlag und ich anfangs März 1913 eine vorläufige Mitteilung meiner Resultate dem Zoologischen Anzeiger zum Abdrucke übersandt hatte, erschien in der Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CV, die Arbeit von N. Th. MEYER »Zur Entwicklung von *Gordius aquaticus* (Villot)«, deren wichtigste Resultate mit den von mir veröffentlichten Befunden nicht übereinstimmen. Obwohl ich wußte, daß es sich hier um Artefakte, verursacht durch Anwendung schlechter Methoden, handelte und daß die meisten Befunde der Primärentwicklung durch Unkenntnis der Larvenorganisation unrichtig gedeutet worden waren, entschloß ich mich dennoch, die Ent-

wicklung des *Gordius aquaticus* (L.) noch einmal durchzugehen, insbesondere aber auch nachzusehen, ob irgendwelche wichtige Unterschiede zwischen der Entwicklung der ebengenannten *Gordius*-Art mit der Species *Gordius tolosanus* (Duj.), die in der Umgebung von Czernowitz vorkommt, herrschen. Auch erschien es mir nicht unwichtig einige biologische Fragen zu lösen, ebenso das reife Sperma, das sich im Receptaculum des Weibchens vorfindet, einer genaueren Prüfung zu unterziehen.

Bevor ich aber auf den eigentlichen Gegenstand eingehe, muß ich einer angenehmen Pflicht gerecht werden, nämlich auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. C. Zelinka, in dessen Institute die Untersuchungen durchgeführt wurden, für die Unterstützung und Förderung der vorliegenden Arbeit bestens zu danken.

Sodann danke ich Herrn Dr. Heinrich Mikoletzky, dem Assistenten des zoologischen Institutes in Czernowitz für die liebenswürdige Einführung in die mikroskopische Technik. Auch Herrn Privatdozenten Dr. Eugen Botezat bin ich für manchen guten Rat zu Danke verpflichtet.

Allgemeine Körperform der Larve.

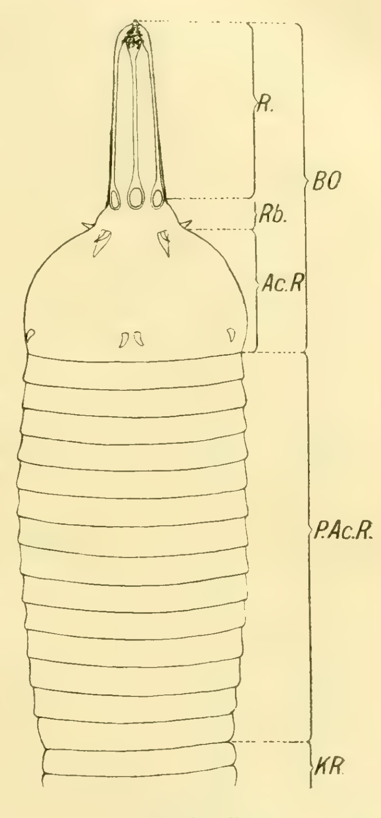
Die Notwendigkeit, schon im Anfang dieser Abhandlung unbekannte Termini über die einzelnen Teile des Larvenkörpers gebrauchen zu müssen, zwingt mich, eine Textfigur mit den notwendigen Erörterungen über die allgemeine Körperform und deren Bestandteile vorauszuschicken.

Es ist klar, daß die mangelhafte Erkenntnis der Larvenorganisation die älteren Autoren verleitete, den Körper dieser eigentümlichen Larven in zwei, schon mit geringen Vergrößerungen leicht bemerkbare, gut abgegrenzte Teile zu scheiden: nämlich in »Vorder- und Hinterteil«; ersterem schrieben sie einen wohlabgegrenzten »Kopf« (Meissner 1856) oder nach Villot (1874, 1891) neben diesem auch einen »Rumpf« zu; an letzterem sahen sie auch einen »Schwanz«. Diese Bezeichnungen sind aber unhaltbar und nicht zu akzeptieren, da sie den Einblick in die eigentliche Larvenorganisation stören; sie sind überhaupt nur dann anwendbar, wenn man sich eine falsche Vorstellung über die Larve gebildet hat.

So belegt Schepotieff (1907) den vordersten Teil der Larve mit dem Namen »Rüssel«, den mittleren bezeichnet er als »Halsregion«

(»vordere« und mittlere Partie« derselben), den darauffolgenden Teil nennt er »Rumpf«.

Erst MONTGOMERY (1904) gibt den beiden wohl unterscheidbaren Teilen des Körpers brauchbare Namen; er nennt den präseptalen Körperteil »Proboscis«, »Präcephalon«, »präcephales Organ«, den postseptalen, rückwärtigen (ontogenetisch vorderen Teil) »head-trunk« (»Kopfrumpf«). Da er aber, wie ich noch später auseinandersetzen werde, die Muskulatur der nach ihm benannten Proboscis nicht genau erkannte und auch die Bewegungsmechanik des einstülpbaren Teiles wenig studiert hatte, so steht seine Bezeichnung des ganzen physiologischen Vorderteiles mit dem Namen »Proboscis« nicht einwandfrei fest.



Textfig. I.

Schema zur Erläuterung der Namen einzelner Körperteile. *P.Ac.R.*, postakanthale Region; *BO*, Bohrorgan; *Ac.R.*, akanthale Region; *Rb*, Rüsselbasis; *R*, Rüssel. Alle bisher genannten Körperteile fasse ich unter dem Namen Präcephalon (Präsoma, präsomatischer Teil) zusammen. *KR*, Kopfrumpf.

Auf Grund eines eingehenderen Studiums der Bewegungsmechanik der »Proboscis« (nach MONTGOMERY), worüber ich in dem Absatze über die Muskulatur sprechen werde, muß ich am »Vorderteile« mehrere Abschnitte unterscheiden, wenn ich bei der Beschreibung der Muskulatur und deren Funktion mich verständlich machen will. Ich werde Gelegenheit haben zu berichten, worauf MONTGOMERYS mangelhafte Erkenntnis der Muskulatur des Präcephalon zurückzuführen ist, nämlich auf eine Fixation der Larven mit ZENKERS Fixierungsflüssigkeit.

Zum Verständnis des folgenden Textes vergleiche man die Textf. I.

Der Larvenkörper wird am besten in zwei Teile gesondert, die sowohl durch ihre Funktion und Gestalt, als auch durch ihr ferneres Schicksal voneinander zu trennen sind; die beiden Teile sind: 1) Das Präcephalon (präcephaler Teil, Präsoma), welcher später einer Resorption anheimfällt, bei *Gordius tolosanus* (Duj.) im kontrahierten Zustande gleich lang

dem folgenden Körperteile ist, bei *Gordius aquaticus* aber kürzer ist; 2) Der Kopfrumpf (head-trunk) nach Montgomery, der eigentlich persistierende Teil, der auch phylogenetisch am meisten zu verwerten ist. Beide Körperportionen sind durch ein ectodermales, sehr frühzeitig angelegtes Septum (Dissepiment) voneinander getrennt (vgl. Textfig. 4).

Am präseptalen Abschnitt sondere ich einen einstülpbaren Teil (Bohrorgan, Bohrapparat) von einem nicht einstülpbaren, hinter den Stachelkränzen gelegenen Teil ab (postakanthale Region); ersterer Abschnitt ist glatt, letzterer geringelt. Den Bohrapparat teile ich in drei Teile ein. 1) den Rüssel, 2) die Basis des Rüssels und 3) die Region der Stachelkränze (akanthale Region des Bohrorgans).

Der Kopfrumpf (somatischer Teil), also der postseptal gelegene Teil enthält den Darm, die braune Drüse und die Restmesenchymzellen (vergleiche zum Verständnis dieser Termini die Tafeln); das Präsoma zeigt an inneren Organen nur die Muskulatur, die für das Ein- und Ausstülpen der Proboscis notwendig ist, sowie einige, vor dem Septum gelegene Zellen, deren Bedeutung nicht feststeht, die jedoch als Ectodermzellen allem Anscheine nach dem Dienste der Perception von Tastreizen unterstellt sein dürften.

Frühere Arbeiten.

Grube (1849) hat die Embryologie des *Gordius aquaticus* (L.) nach dem damaligen Stand der Auffassungen beschrieben. Seine Zeichnungen sind ungenau und unverläßlich, seine Beschreibung der Larvenorganisation unrichtig. Er findet die Entwicklung der Saitenwürmer übereinstimmend mit der von *Ascaris*.

Meissner (1856) hat die Embryonalentwicklung von *Gordius tolosanus* (Duj.) = (*G. subbifurcus* Siebold) beschrieben und abgebildet. Ihm gebührt der Ruhm, als erster die larvalen Organisationsverhältnisse richtig erkannt zu haben; er sah zwar das Septum nicht, spricht jedoch über einen durchgängigen Darm kein Wort, woraus sein Zweifel über den tatsächlichen Bestand eines solchen erhellt. Die Proboscisbewaffnung beschrieb er nicht genau.

Villot gab im Jahre 1872 genaue Details über die Bewaffnung des Präcephalon, beschreibt jedoch einen Darm mit Oesophagus und Enddarm; im Jahre 1874 verfolgt er die Entwicklung vom frisch gelegten Ei ab bis zur Larve, bildet seine Resultate eingehend ab und erkennt deutliche Unterschiede zwischen den Larven von *Gordius aquaticus* (L.), *G. tolosanus* (Duj.) und *Gordius gratianopolensis* (Diesing). Sein Bericht ist sehr ausführlich, sowohl was die Biologie der Larve,

als auch was ihre Primärentwicklung anbelangt. Nach ihm ist die Furchung total und adäqual, die Polarkörperchen sind sehr variierend an Zahl, Form und Volumen. Die Furchung führt zu einem Keime (»germe«), welcher zwei konzentrische Kugeln zeigt (»Ecto- und Entoblast«); die ectoderme Einstülpung des Bohrorganes sieht er als Urdarmeinlage an, meint aber, daß sie zum Kopfe (= Präcephalon) wird. In seiner Fig. 49 müssen wir die ausführlichste und beste Zeichnung, die bis dahin gegeben wurde, erblicken. Er beschreibt die Stachelkränze sehr genau und richtig. Jedoch mißverkannte er den Darmkanal, sieht einen Oesophagus und einen Enddarm. Das Septum sah er gewiß, konnte sich aber über seinen Zweck nicht klar werden, so daß er es in seiner Beschreibung der Larve ausließ; ihm war natürlich ein Darm, der vorn geschlossen war, ganz unverständlich, weil unbrauchbar. Die »braune Drüse« mußte infolgedessen in den Oesophagus einmünden (wohl Speicheldrüse). Er bezeichnet die Körperhöhle ganz richtig mit Zellen angefüllt; denn seine Figur 49 entstammt einer nicht ganz entwickelten Larve. In seinen Schriften von den Jahren 1881 und 1891 erwähnt er seine Resultate vom Jahre 1874 noch einmal, fügt sonst wenig neues hinzu, kritisiert aber eingehend die Arbeit Cameranos vom Jahre 1889.

Camerano (1889) beschäftigte sich mit der Entwicklung nicht ganz bis zum Larvenstadium, er zeichnet die Chromosomen, zählt ihrer acht und findet zwei Polarkörperchen. Die ersten Stadien der Befruchtung sah er nicht, verfolgt aber die Umbildung der beiden Pronuclei, deren Größe er als ungleiche erkannte. Die ersten Furchungserscheinungen sind nach ihm ganz variabel, jedoch immer holoblastisch. Seine Darstellung des Gastrulationsprozesses beruht auf einer Verwendung geschrumpfter Präparate. Er verwendete zur Fixation Alkoholeisessig, das denkbar schlechteste Fixierungsmittel für diese Zwecke. Er beschreibt eine viereckige Sterroblastula, die durch eine Invagination zur Cölogastrula, aus zwei Zellschichten bestehend, wird. Diese Invagination war gewiß die Einstülpung des Bohrorgans und Camerano sah die Entstehung des Urmundes überhaupt nicht, wie Montgomery (1904) richtig vermutet hat. Hätte er nämlich den Gastrulamund gesehen, so müßte dies in seiner Fig. 43—45 sichtbar werden.

Tretjakov (1901) verfolgt die Furchung des Eies bis zur Entwicklung der Larve von *Gordius aquaticus*; seinen Ausführungen fehlen Zeichnungen.

Montgomery (1904) fügte, unabhängig von der Arbeit Tretjakovs vieles Interessante über die Entwicklung und Organisation der

Larve unserm Wissen zu; er legte dadurch den Grundstein zum Studium ihrer phylogenetischen Stellung im System. Seine Bilder sind aber zu schematisch und daher in einigen Punkten ungenau. Die Darstellung der Muskulatur des Präcephalons ließ viel zu wünschen übrig, ebenso war der Ausführungsgang der braunen Drüse nicht richtig erkannt worden. Sonst erfahren wir von ihm die näheren Vorgänge über die Reifung, Befruchtung und Furchung des Eies bis zu den vollständig entwickelten Larven, mit denen er einige Versuche zur Konstatierung des Wirtwechsels machte, die jedoch kein brauchbares Resultat lieferten. Er enthält sich genauer Auseinandersetzungen über den Zusammenhang der Larve mit den gleichwertigen Entwicklungsformen der nächstverwandten Tiergruppen, bezeichnet sie als einzig dastehend, was Gestalt, Organisation und Lebensweise anbelangt und nimmt an, daß der bleibende Mund aus dem Darme (also entodermal) nach vorn seinen Ursprung nimmt. Seine Objekte waren Larven von *Paragordius varius* (Leidy).

Schepotieff (1907) verarbeitet ein Material, das ihm Dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Lauterborn zugekommen ist und über dessen Fixation er nichts wußte. Seine durch Lebendbeobachtung nicht gestützten Resultate sind derart voller Widersprüche mit den auf der Embryonalentwicklung vom Ei ab basierenden Befunden Montgomerys und Tretjakovs, daß sich wohl kaum jemals ähnliche Differenzen des Gesehenen ergeben können. Schepotieffs Darstellungen beweisen aber, wie schwierig diese Objekte zu behandeln sind und wie vorsichtig man in jeder Deutung sein muß; haben doch vor ihm alle Autoren ausgenommen Meissner, Tretjakov und Montgomery, ähnliche Resultate ans Licht gefördert. Letzteres spricht besonders zur Entlastung des genannten Forschers. Auch ich war durch längere Zeit durch ähnliche Methoden verführt, ganz von Schepotieffs Resultaten überzeugt.

Wichtig erscheint es mir den triftigsten Grund von Schepotieffs abweichenden Befunden anzugeben. Die Eiablage geht nämlich manchmal längere Zeit vor sich, was zur Folge hat, daß die Entwicklung ungleichmäßig vor sich geht, so daß neben entwickelten Larven, die eine deutliche Abgrenzung des Septums der braunen Drüse und der central gelegenen Präcephalonmuskulatur zeigen, auch solche beobachtet werden, bei welchen alle drei Teile eng aneinandergelehnt, die Täuschung eines durchgängigen Darmes hervorrufen. Sodann färbt sich das Septum mit Anilinfarben nie, sondern nur die präseptalen Muskelkerne, die sehr gut neben den vielen Mesenchymzellen, die in der Körperhöhle zerstreut liegen als »Parenchym« (Schepotieff) gedeutet werden

können. SCHEPOTIEFF untersuchte allem Anschein nach Larven von *Gordius tolosanus* (Duj.), wie aus seinen Figuren folgt.

Es würde mich zu weit führen, die Verschiedenheiten der Auffassung des Baues der Larven, wie sie SCHEPOTIEFF beschreibt und abbildet mit der *Paragordius*-Larve nach MONTGOMERYS Auseinandersetzung weiter auszuführen; ich verweise auf den systematisch durchgeführten Bericht meines Lehrers Herrn Prof. C. ZELINKA im Zoolog. Anz. Bd. XXXIII, S. 643, wobei ich nochmals betone, daß die Einseitigkeit der Untersuchung die erzielten Resultate SCHEPOTIEFFS zum Teil entschuldigt. In der Ausführung meiner Arbeit werde ich aber nicht umhin können, bei den diesbezüglichen Absätzen auf eine Richtigstellung einzugehen.

N. TH. MEYER (1913) untersucht die Entwicklung von *Gordius aquaticus* (Villot) und wendet sich in vielen Punkten gegen die Auffassung MONTGOMERYS (1904), obwohl er nur die Primärentwicklung genauer studiert hatte, während letzterem auch die Larvenorganisation bekannt war. Daß die Angaben N. TH. MEYERS auf einer unrichtigen Deutung von Präparaten beruht, ist nicht zu bezweifeln. Aus der Primärentwicklung der Nematomorphen kann nicht auf die Larvenorganisation geschlossen werden, ebenso wie man aus dieser nie die Organisation adulter Tiere kombinieren kann. Ich will nur diese wenigen Zeilen vorausschicken und werde auf einige Einzelheiten erst in den entsprechenden Kapiteln zurückkommen.

Hier will ich nur noch gegen die Zurückführung des Speciesnamens *Gordius aquaticus* auf VILLOT Stellung nehmen. VILLOT verbindet in seiner »Monographie des Dragonneaux« S. 49 und 50 diese Species mit dem Autor DUJARDIN und gibt auch eine genaue Geschichte dieses Namens. Hier erfahren wir, daß der Name *Gordius aquaticus* seit langem bekannt ist, daß es aber DUJARDIN im Jahre 1842 war, der zuerst diese Species beschrieb. Es wäre daher nach VILLOTS Dafürhalten besser an diesen Namen DUJARDIN anzuschließen, als LINNÉ, der bereits in der zweiten Ausgabe seiner »Systema naturae« 1766 diesen Namen anführt.

Die meisten Autoren schließen sich der Ansicht VILLOTS nicht an; daher führe auch ich diese Form auf LINNÉ zurück und benenne sie in meiner Abhandlung *Gordius aquaticus* (Linné). N. TH. MEYERS Benennung *Gordius aquaticus* (Villot) beruht aber auf einem Irrtum.

Gang der Untersuchung und Methoden.

Zu meiner Untersuchung verwendete ich die Species *Gordius aquaticus* (Linné) und *Gordius tolosanus* (Duj). Die meisten Abbil-

dungen sind nach den Befunden an der ersteren Species angefertigt worden. mit Ausnahme von wenigen Figuren, die die letztere Art betreffen.

Zuerst versuchte ich mich bloß über die Organisation der Larve auf Grund von Schnitten zu orientieren. Bei der Präparation stellen sich die größten Schwierigkeiten bei der Überführung des Materials durch die Alkohole entgegen. Daher war ich gezwungen die Konzentration des Alkohols, in dem das Untersuchungsmaterial stark schrumpfte, durch tropfenweisen Zusatz eines höher prozentigen zu steigern, bis es endlich möglich war, das Material in Alkohol absolutus zu härten. Auf ähnliche Art überführte ich die Präparate in Xylol. Dieses Verfahren ist aber sehr zeitraubend und mühevoll, gibt nicht immer gute Resultate und ist daher nicht gut brauchbar. Bessere Erfolge erzielte ich mit einem Dialysator, den R. KOLSTER in der Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. XVII (1900), beschrieb. Eine Modifikation der Anwendung desselben, die sich aus der Notwendigkeit ergab, die Vorsicht des Überleitens der Objekte vom 75—100%igen Alkohol zu erhöhen, war geraten. Ebenso übertrug ich das Material vom absoluten Alkohol in Xylol und Paraffin. In Paraffin schrumpften die Objekte, sobald man sie länger als 24 Stunden darin ließ, was beim Dialysator notwendig war; deshalb eignete sich die Methode des tropfenweisen Zusatzes besser. Aber auch hier spielte das Glück eine große Rolle. Die Schnitte wurden mit Gentianaviolett gefärbt.

Die Versuche an der Hand solcher Schnitte, Genaueres über die Larvenorganisation, besonders aber über das Vorhandensein des Septums, zu erlangen, scheiterten vollkommen. Ich hatte in Unkenntnis der Entwicklungsart der Eier von *Gordius aquaticus* solche Larven fixiert, die sich gerade in den Eihüllen bewegten. An diesen Schnitten fehlte das Septum und die Organisation der Embryonen wies eine große Ähnlichkeit mit der von SCHEPOTIEFF beschriebenen auf. Der zusammengezogene Rückziehmuskel des Rüssels täuschte das Ganglion nach SCHEPOTIEFF vor, die noch runde, kleine »braune Drüse« den Oesophagus und, da bei manchen Larven, die noch jünger waren, der Blastoporus nicht durch einen soliden cuticularen Strang vom Darm abgeschlossen und das Stomodäum oft noch zellig war, so glaubte ich einen durchgängigen Darm zu sehen und war von der Richtigkeit von SCHEPOTIEFFS Angaben überzeugt. Alle Querschnitte waren sehr übereinstimmend ähnlich mit den von SCHEPOTIEFF gezeichneten; überall trat das »Parenchym« (SCHEPOTIEFF) hervor und in der von diesem Autor dargelegten Art.

Eine wesentlich andere Auffassung über die Larve bekam ich, als ich die Schnitte von Embryonen gleichen Entwicklungsstadiums mit Hämalaun (nach P. Mayer) färbte. Hier trat das Septum an allen richtig gehenden Längsschnitten unzweifelhaft hervor. Hier und da, wenn gerade das Mikrotommesser einen medianen Längsschnitt lieferte, traten die präseptalen Muskelkerne, eine Reihe bildend, auf. Letztere Larven waren in ihrer Entwicklung schon vorausgeeilt und hatten schon die Retractoren des Bohrapparates gebildet, deren Kerne im kontrahierten Zustande der Muskelfasern sich neben die unteren Kerne der Rüsselretractoren anreihten. Wo das Septum zu sehen war, da trat es als eine dünne, schwach gefärbte Zwischenwand zwischen den beiden Teilen des Larvenkörpers, hervor. Alle Larven hatten den Rüssel eingezogen, nur wenige zeigten den Rüssel ausgestülpt. Es war überhaupt sehr schwer, sich ein gutes und verläßliches Bild über die *Gordius*-Larve zu machen.

Erst längere Zeit danach hatte ich Gelegenheit lebende Larven zu beobachten. Nun sah ich, daß eine Untersuchung so kleiner Objekte bloß an Schnitten nicht allgemein zulässig sei. Hier muß man, wenn es möglich ist, der Lebendbeobachtung den ersten Platz einräumen.

An lebenden und mit erprobten, geeigneten Fixationsmitteln behandelten Larven läßt sich alles sehen, was unbedingt notwendig ist. Die Schnitte haben dann nur beim Studium der Primärentwicklung und bei histologischen Untersuchungen einen Wert. Natürlich darf die Vitalfärbung mit Methylenblau und Neutralrot nicht unterlassen werden und ist eine Maceration in 15% KOH anzuraten. Überhaupt lassen sich die wichtigstenResultate der vorliegenden Arbeit über die Larvenorganisation in kurzer Zeit an einigen gelungenen Vitalfärbungen mit 0,001% Methylenblau leicht kontrollieren. Man erhält eine recht distinkte Kernfärbung (eine Fixation dieser Larven in Ammoniumpikrat macht diese Färbung schmutzigviolett und daher wenig brauchbar). Besonders wichtig ist auch die Lebendbeobachtung zur Erkenntnis der Muskulatur, die nur dann richtig erfaßt werden kann, wenn man sie in Funktion sieht. Hier führt nur eine geduldige und systematische Beobachtung lebender Larven und genaue Vergleiche von Schnitten, die nach verschiedenen Fixationen erhalten werden, zum Ziele. Auch die Bewegungen des Dissepiments bei der Pro- und Retraktion des Bohrapparates sind zu beobachten; denn das Septum gewährt den Muskeln des Bohrorgans einen Halt. Kurz, an lebenden Larven sieht man alles Notwendige.

Die angewandten Fixations- und Färbemethoden ergaben folgende Resultate.

Das von MONTGOMERY (1904) als vorzüglich für diese Zwecke angegebene ZENKERsche Fixationsmittel (5 g Sublimat, 2,5 g Kalibichromat, 1 g Natriumsulfat, 5 ccm Eisessig, 95 ccm H_2O) ist viel zu stark. Es mag wohl für Wirbeltiere geeignet sein, für *Gordius*-Larven ist es entschieden unbrauchbar. Im ersten Moment des Einwirkens ruft es Schrumpfungen hervor (die Larven werden schlanker), die zwar etwas, aber nie ganz zurückgehen. Die Retractoren des Bohrorgans legen sich an den Rückziehmuskel des Rüssels an und es resultieren Bilder, die MONTGOMERY über das Präcephalon gibt (MONTGOMERY 1904, Fig. 36). Färbungen gelingen nach dieser Fixierung recht gut.

Chromessigsäure in folgender Mischung: 25 T. 1%ige Chromsäure, 74 T. Aqua dest., 1 T. Eisessig (SCHUBERG, Zoolog. Praktikum, I. Bd., Leipzig 1910), ist bei weitem besser als ZENKERS Flüssigkeit.

Chromessigsäure nach ZELINKA: 35 T. 1%ige Chromsäure, 45 T. Aqua dest., 1 T. Eisessig. Dieses Mittel ist allen Anforderungen gewachsen. Die Kerne treten sehr gut hervor. Es ist keine Spur von Schrumpfungen bemerkbar. Auswässern 24 Stunden in fließendem Wasser (für Färbungen) oder für Totopräparate mit Glyzerinaufhellung unausgewässert brauchbar. Für Einschluß in Glyzerinformol (Glyc. conc. 30 ccm, Formol 4% — conc. 40% — 15 ccm, Aqua dest. 15 ccm) erweist sich ausgewässertes Material als besser, da Chromsäure in Form störender Kristalle in diesem Einschlußmedium kristallisiert. Dieses Fixationsmittel läßt alle Färbungen zu.

Gleich gut ist das HERMANNsche Gemisch (Platinchlorid-Osmium-Essigsäure). Die Osmiumsäure schwärzt in einer sehr angenehmen und brauchbaren Weise die Gewebe, so daß sie ein wenig gefärbt erscheinen. Für Totopräparate geeignet, nicht für Färbungen.

FLEMMINGsche Flüssigkeit (Chromosmiumessigsäure), in schwacher und starker Lösung, ergab zu starke Schwärzungen der Gewebe und erwies sich als schlecht für Färbungen.

Alkoholeisessig wurde nur angewendet um sich die exzessiven Veränderungen anzusehen, die er ergibt.

Formol in 1,6—2%iger Lösung (conc. 40%) für ausgeschlüpfte Larven.

Es wurden Teile von Eierschnüren mit entsprechend entwickelten Embryonen fixiert und dialysatorisch durch die Alkohole und durch Xylol bis ins Paraffin gebracht. Um Schnitte von Larven zu erhalten,

muß man jene Eierschnüre verwenden, welche die vorgeschrittensten Stadien der Entwicklung enthalten, wenn die Larven gerade auszukriechen beginnen, jedoch die Eierschnur noch nicht zerflossen ist. Solche Teile müssen mit größter Sorgfalt behandelt werden. Die Larven müssen ganz braunschwarz chitinisierte Stilette und Stacheln besitzen, denn anders sind sie nicht vollkommen entwickelt. Einzelne Larven einzubetten, mit vorhergegangener Totofärbung, ist sehr schwer und ist diese Methode wegen der Unmöglichkeit das eingebettete Material nach Wunsch im Mikrotom zu orientieren, auch unbrauchbar. Man ist daher auf zufällig median gegangene Schnitte angewiesen, deren man eine große Anzahl in einem größeren Eierschnurteile bekommt, da die Zahl der eingebetteten Larven eine immense ist.

Geschnitten wurden Eier, Blastula und Gastrula in Serien von 5 μ dicken Schnitten; Larven mußten zu histologischen Untersuchungen in solche von 3 μ Dicke zerlegt werden.

Gefärbt wurden mit folgenden Hämatoxylinen: Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Hämalaun nach P. Mayer (1891), Hämakalzium nach P. Mayer (1891), Hämatoxylin nach Caracci (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, XXVIII. Bd. S. 273), Hämatoxylin nach Delafield und nach Ehrlich; bei allen meist mit einer Nachfärbung mit Eosin. Die besten Bilder ergab mir das Ehrlichsche Hämatoxylin. Sehr gute Dienste leistete mir Gentianaviolett (ges. 96% alkohol. Lösung 5 ccm, mit Anilinwasser 100 ccm) bei der Darstellung des larvalen Mesenchyms mit einer frischen, bis 2 Wochen alten Lösung, nach einer 24 Stunden langen Färbung mit einer Differenzierungsdauer von 3 Minuten bis 24 Stunden. Das Septum ist färbbar mit Hämatoxylinen.

Ausgekrochene Larven fixiert man am besten in Chromessigsäure nach Zelinka oder im Hermrannschen Gemisch und überführt sie unausgewässert, dialysatorisch in Glyzerin. Ein Aufbewahren in Kanadabalsam ist nicht ratsam, da dieses zu sehr aufhellt und, sobald man mit großer Mühe die Objekte ohne Schrumpfungen ins Xylol gebracht hat, ruft der Kanadabalsam dieselben erst recht in excessiver Weise hervor. Hat man die eben empfohlenen Fixationsmittel gebraucht, so ist eine Färbung in toto nicht notwendig.

Biologisches.

Montgomery (1904), der erste Autor, dem wir Genaueres über die Organisation der Nematomorphenlarven verdanken, bemerkt am Eingange seiner Studien, daß nur Glück den Forscher in den Besitz einer Eierschnur bringen könne. Die Gordiiden sind nicht jene Tiere,

die sich gerade vorzüglich in Gefangenschaft halten; sie kränkeln gerne und legen meist wenig entwicklungsfähige Eier, sobald sie sich im Aquarium gepaart haben. Am besten entwickelten sich die Eier von *Gordius tolosanus* (Duj.); leider aber kränkeln adulte Tiere in der Gefangenschaft. *Gordius aquaticus* zeigt hingegen ein entgegengesetztes Verhalten: reife Individuen halten sich ziemlich gut, dagegen geht die Entwicklung der Eier nicht glatt vonstatten. Nur mit Mühe konnte ich eine Eierschnur von *Gordius tolosanus* erhalten; im Jahre 1912 gelang es mir überhaupt nicht, da mir sämtliche gefangenen Tiere dieser Species starben. Erst im Jahre 1913 fand ich in einem Bache eine bereits abgelegte Eierschnur, die ich zu meinen Untersuchungen verwendete. Aus allen Anzeichen, die bei der Beobachtung der Entwicklung der Eier von *Gordius tolosanus* zutage traten, konnte ich schließen, daß diese Art zur Feststellung des Wirtswechsels sich am besten eignen dürfte; man müßte daher diese Art in erster Linie hierzu verwenden.

Mein Material sammelte ich mir selbst. Der Lößboden in der Umgegend von Czernowitz, der die Bäche bald nach ihrer Entstehung schmutzig macht, hinderte mich daran, ein ausgiebigeres Durchsuchen der breiten Unterläufe derselben vorzunehmen und ich war infolgedessen nur auf die schmalen Oberläufe, ganz knapp am Bachursprunge, angewiesen. Auf diese Art fing ich im Frühjahr 1912 56 Männchen von *Gordius aquaticus* und nur zwei Weibchen dieser Art, 24 Weibchen von *Gordius tolosanus* (Duj.) und nur ein Männchen, sowie 73 Männchen von *Parachordodes pustulosus* (Baird.), aber kein einziges Weibchen dieser Art. Das Jahr 1913 war weniger ergiebig, lieferte aber genügend Individuen, um einige Resultate nachzuprüfen; insbesondere war ich durch die Auffindung einer Eierschnur von *Gordius tolosanus* in den Stand gesetzt, die Entwicklung dieser Art zu studieren.

Im Jahre 1912 fand ich die ersten Exemplare von *Gordius aquaticus* am 16. März frei beweglich im Wasser. Es ist dies eine Zeit, wo in hiesiger Gegend noch keine Vegetation auftritt, noch kein Käfer zu finden ist und fast kein floristisches und faunistisches Leben erwacht ist. Ich fand tatsächlich um diese Zeit nicht einen Käfer im Bache, der die Gordien beherbergen konnte, vor; Käfer hätten auch nie in diesem kleinen, nur einige Spannen breiten Wässerchen ertrinken können. Auf diese Funde folgten ausgiebige Schneestürme. Im Jahre 1913 veranlaßten mich einige schöne, warme Tage des Februar nach Gordien zu suchen. Ich war nicht wenig erstaunt, als ich tatsächlich am 9. des genannten Monates adulte Individen beiderlei Geschlechts in

einem kleinen Bächlein fand, von denen einige die bekannte weiße Farbe hatten, welche den Individuen eigen ist, wenn sie gerade ihren Wirt verlassen haben. Ich will noch hinzufügen, daß bis zum 1. Februar längere Zeit hindurch eine Kälte von über —10° C (bis —18° C) geherrscht hatte, so daß alle Bäche gefroren und auch bis zum 9. Februar nur teilweise aufgetaut waren. Die ersten gefundenen Gordien gehörten ausnahmslos der Species *Gordius aquaticus* an. Erst später trat *Gordius tolosanus* (Duj.) und *Parachordodes pustulosus* (Baird.) auf[1].

Aus der Literatur war mir bekannt, daß gewisse Nematomorphenarten an einigen Orten in besonders großer Zahl vorkommen, während andre entweder gar nicht oder nur in sehr geringer Zahl vorgefunden werden. So gibt v. Linstow aus der Umgebung Göttingens nur die Art *Gordius tolosanus* (Duj.) an; er fand durch viele Jahre hindurch keine andre Species dortselbst vor. Auch Meissner findet 1856 an gleicher Stätte nur den eben genannten *Gordius* als Vertreter der Nematomorphenfauna in Göttingen vor. An eine falsche Bestimmung kann nicht gedacht werden, da v. Linstow faunistisch viele Jahre hindurch gerade in der Ordnung der Saitenwürmer und der Gattung *Mermis* tätig war. Auch Vejdovský begegnet in der Umgebung von Prag in den Jahren 1886 und 1888 nur der Species *G. tolosanus* (Duj.) und einigen andern für Böhmen charakteristischen Arten, findet aber keinen *Gordius aquaticus*. Ebenso erging es Švabenik 1907 und 1908.

Diese Ergebnisse aus der Literatur waren zu auffällig, als daß sie nicht zu einer näheren Untersuchung aufgefordert hätten, zumal mir das frühzeitige Auftreten von *Gordius aquaticus* (L.) bekannt war, dem die übrigen Nematomorphenarten zeitlich folgten. Es schien, als wären die einzelnen *Gordius*-Arten örtlich und zeitlich im Vorkommen getrennt. Im Jahre 1913 beschäftigte ich mich auch mit der Lösung dieser Frage, ohne jedoch zu dem vermeintlichen Resultat zu gelangen. Ich fand auch in diesem Jahre, daß die drei in der Umgebung von Czernowitz vorkommenden Nematomorphenarten zeitlich aufeinanderfolgten; eine örtliche Trennung konnte nicht konstatiert werden.

Etwas eingehender muß ich eines großen Fundes in Serata (1000 m Seehöhe), einer Waldgegend der Bukowinakarpathen gedenken. Dieser zeigt wieder, daß oft eine Art in gewissen Gegenden in besonders großer Zahl vertreten ist.

Trotz anhaltendem, eifrigem Fahnden nach Gordien in ver-

---

[1] Im Jahre 1913 fand ich auch am 24. Dezember drei Exemplare der Species *Gordius aquaticus* in einem Bache, ein ♀ und zwei ♂♂; das ♀ war weiß gefärbt.

schiedenen Teilen der Bukowina, außerhalb der Umgebung von Czernowitz, war es mir lange Zeit unmöglich auch nur einen zu erlangen. Erst in Serata zeigte sich die Art *Gordius aquaticus* in einer solchen Masse, daß ich viele aus jeder, auch der kleinsten Pfütze, aus Radspuren, ja selbst aus dem Straßenkot in hinreichender Menge auflesen konnte. Mein größtes Interesse nahm aber ein kleiner Tümpel (etwa 2 qm groß) unter einem Windwurf in Anspruch, durch welchen ein kleines Gerinsel, das aus dem Moose herausfloß, seinen Durchfluß nahm. Hier wimmelte es voller Gordien, weißer, brauner, kurzer, langer. Viele hatten mit ihren Körpern am Tannenzweige einen großen Knoten geschlungen, manche bewegten sich seitab von ihnen frei im Wasser; neben ihnen sah ich viele Leichen abgestorbener Individuen, die auf eine einstige noch größere Zahl schließen ließen. Wie waren sie dorthin hineingeraten? Wenn in diesem Tümpel 300 Käfer ihren Tod gefunden hätten, wodurch die Gordien ins Wasser gelangen konnten, so müßten sie buchstäblich die ganze Oberfläche bedecken; denn ein Hinausschwemmen der Käfer war infolge des ganz engen Abflusses unmöglich. Zufließen konnten sie auch nicht, da das hineinmündende Wässerchen aus dem Moose hervorkam. Diese eigentümliche Beobachtung einer solchen Menge von Gordien, auf einen so kleinen Raum konzentriert, ist gewiß unerklärlicher als Vejdovskýs Fund eines hundertköpfigen Knäuls von *Gordius tolosanus* (Duj.) in einem offenen Abflußgraben einer Zuckerfabrik. Hier konnten vielleicht alle an einem hervorragenden Gegenstand im Graben angeschwemmt worden sein, wo sie ihrem instinktiven Triebe sich anzuwickeln, folgten.

Ich unterließ es natürlich nicht das übrige Leben, das dieser Tümpel barg, mir anzusehen. Ich beobachtete hier einige *Ephemera*- und *Culex*-Larven, die ich nach Czernowitz zwecks eingehenderer Untersuchung auf Cysten mitnahm; diese Prüfung lieferte ein vollkommen negatives Resultat. Nicht eine Cyste war aufzufinden, obgleich unzweifelhaft Weibchen in jenem Tümpel gelegt haben mußten. — Wir können sagen, daß dieses massenhafte Auftreten mit aller Wahrscheinlichkeit durch den Wirtswechsel bedingt ist.

Noch aus einem andern Grunde verdient obiger Fund besondere Beachtung. Allgemein ist aus der Literatur bekannt, daß nur jene Tiere als geschlechtsreif zu betrachten sind, deren Cuticula die braune Farbe erreicht hat. Erst Vejdovský berichtet von *Gordius tolosanus*, daß diese Farbe nicht erreicht werden muß, damit sich die Geschlechter begatten und vermehren können. Mit Verwundern sah ich, daß fast alle in Serata gesammelten Weibchen weiß waren und trotzdem die

bekannte Spermaflocke an ihrem Hinterende aufwiesen, die auf eine stattgefundene Begattung schließen ließ. Der Verdacht, es könnte dies eine neue Art sein, erwies sich als irrtümlich; denn eine genaue Prüfung von Schnitten und insbesondere ein Vergleich der Cuticula eines braunen *G. aquaticus* mit der der fraglichen Individuen lieferte den unzweideutigen Nachweis der Identität. Diese weiße Farbe behielten die Weibchen durchs ganze Leben hindurch; diese gestattete mir auch ganz sonderbare, fluktuierende Bewegungen der Eiermassen innerhalb der Eiröhren legender Weibchen zu beobachten. Die Eier schwammen in beiden Röhren entweder in gleicher Richtung oder in verschiedener, blieben oft in einer oder beiden ruhig stehen, ohne daß man auch die geringste Veranlassung zu ihrer Bewegung merkte. Das Vorderende war schon ganz leer und daher glashell geworden, das Hinterende hingegen blieb infolge der vielen Eier opak. Am Vorderteil des Tieres waren die metamer angeordneten Ovarien zu sehen; bis zu ihnen bewegten sich aber die Eimassen nicht, sondern nur so weit, als der Körper undurchsichtig zu werden begann. Ich erkannte, daß diese Individuen wichtige Resultate über die Eiablage liefern könnten und störte sie an dem Geschäft des Eierlegens nicht, indem ich erwartete, daß sie nach weiter vorgeschrittener Eiablage für die Untersuchung geeigneter werden könnten. Dann wäre es vielleicht möglich gewesen, die Beziehungen zwischen Ovarien, Eiröhren und Eileitern festzustellen. Zu meinem großen Leidwesen sah ich alle Weibchen absterben, noch bevor der erwartete Zustand erreicht war.

Alle gesammelten Versuchstiere brachte ich in Aquarien und Gläsern im zoolog. Institut in Czernowitz unter. Die Männchen verwendete ich zur Untersuchung des Sperma, die Weibchen hielt ich so lange, bis sie Eier legten, oder vielmehr, bis sie von Saprolegniaceen derart überzogen waren, daß sie starben. Letzteres war nur zu oft der Fall und ich erhielt Eier gewöhnlich nur von jenen Weibchen, die schon begattet ins Aquarium gesetzt worden waren. v. LINSTOW gibt die Verhältniszahl der Männchen zu den Weibchen wie 7 : 1 an; dies gilt nicht allgemein. Der Fund in Serata lieferte gegen 350 Individuen mit einem nahezu gleichen Verhältnis der Geschlechter; die gesammelten Gordien in der Umgegend von Czernowitz lieferten in den beiden Beobachtungsjahren bei verschiedenen Arten ein ganz andres Verhältnis. Da es sich kaum um ein konstantes Verhältnis handeln dürfte, so verweise ich nur auf meine Angaben über die Funde im Jahre 1912 bei den drei Nematomorphenarten über die ich auf S. 14 dieser Abhandlung berichtete.

Die erste Eiablage beobachtete ich 1912 bei *Gordius aquaticus* am 4. April, die letzte am 8. Oktober; letztere setzte mich in den Stand, noch anfangs Januar 1913 ein brauchbares Larvenmaterial zu besitzen. Denn die im Spätsommer und Herbst abgelegten Eier entwickelten sich sehr lange; ähnliches zeigten auch die Eier, die von Weibchen entstammten, welche längere Zeit in Gefangenschaft lebten[1]. Sonst sind nach Ablauf eines Monates in den Eihüllen bereits vollkommen entwickelte Larven vorzufinden.

Die Eiablage dauert gewöhnlich einige Tage; das Resultat ist entweder eine kontinuierliche Eierschnur (Nidamentum) oder kleine dickere oder dünnere Ballen.

Nicht unerwähnt darf hier die provisorische Annahme Wesenberg-Lunds (1910) einer Brutpflege von *Gordius aquaticus* (und wohl der Gordiaceen überhaupt) bleiben. Er stützt seine Behauptung auf seine Funde und meint, daß bisher diese Beobachtung deswegen nicht gemacht wurde, weil die Forscher nicht Gelegenheit hatten eierlegende Weibchen in der Natur aufzufinden. Wir wollen uns, bevor wir unsre sich darauf beziehenden Feststellungen anführen, fragen, welchen Zweck eine solche Brutpflege in diesem Falle hätte. Offenbar entweder, um die Eier zu schützen oder auszubrüten. Letzteres wird nicht der Fall sein; es bleibt also angesichts der mangelnden Temperaturerhöhung nur die Möglichkeit übrig, daß die Gordien (meist Männchen und Weibchen) nur deswegen einen Knäuel um das Nidamentum bilden, um es vor Feinden zu schützen. Hier ist von den beiden Fällen, daß die Eltern durch Verteidigung oder Abschreckung ihre instinktive Pflicht erfüllen, nur der letztere Fall zutreffend; d. h. die Wassertiere kennen die Gordiaceen als ungenießbar und gefährden, indem sie dieselben verschmähen, auch deren Brut nicht, da sich diese in dem Knäuel befindet. Nun kommen als ständige Feinde der Gordiaceen neben den Fischen auch die Krebse in Betracht. Die Fische dürften kaum Gordien aufnehmen, da sie infolge ihrer Cuticula eine ungenießbare Speise abgeben; die Krebse jedoch fressen sie mit Behagen. Dies hatte ich an drei gefangen gehaltenen Krebsen zu sehen Gelegenheit gehabt, die mir einige Weibchen zerrissen und ohne weiteres fraßen; auch vorgelegte Männchen wurden nicht verschmäht.

Aber auch sonst glaube ich (und mit mir gewiß jeder, der sich mit Gordien längere Zeit beschäftigt hat) guten Grund zu haben, eine wirkliche Brutpflege anzuzweifeln. Die Knäuel lassen sich übrigens

---

[1] Diese Eier entwickelten sich sehr ungleichmäßig.

sehr plausibel aus dem Wickelinstinkt der Saitenwürmer allein erklären, der so weit geht, daß man im ersten Frühjahre viele Männchen ohne Endteil findet, da ihnen dieses in der reißenden Strömung des Baches abgerissen wurde, als sie sich an irgendeinem Gegenstand festhielten und nicht loslassen wollten. Deswegen ist beim ersten Erwachen des Frühlings, wenn noch der Bach gewöhnlich durch das Schmelzwasser des Schnees geschwollen ist, die Bestimmung der Geschlechter nur durch das Mikroskop möglich; denn man wäre geneigt Männchen, denen der abgerissene, doppelt gelappte Schwanz fehlt, als Weibchen anzusehen. Durch die Wickelfähigkeit sichern im übrigen die Weibchen ihre Begattung, indem sie sich an irgendeinem Gegenstande festhalten und auf ein vorbei flottierendes Männchen warten, das an ihm auch unbedingt hängen bleiben muß. Die Weibchen entgehen infolge ihrer Eigenschaft sich anzuwickeln, der Beobachtung; daher gelingt es so schwer sie zu finden.

Weiter sind die Geschlechter nach der Begattung oft derart ineinander und meist um Blätter und Zweiglein geschlungen und derart verknotet, daß es ihnen schwer wird, voneinander loszukommen. Jedoch gelingt dies manchmal trotzdem und man kann dann Fälle konstatieren, daß in Gräben, in denen keine Vegetation vorhanden ist, die Männchen weitab von den Weibchen, an deren Hinterende man leicht die Spermaflocke bemerkt, sich unstet herumbewegen.

Überall dort aber, wo die Weibchen sich nicht an Pflanzen festhalten können, legen sie ausgestreckt, unter langsamen Bewegungen des Vorderendes, kleine oder größere Ballen von Eiern; sobald man aber ihnen auch in Gefangenschaft Pflanzen ins Glas hineingibt, so umschlingen sie einige Ästchen und legen eine kontinuierliche Eierschnur ab, ohne daß sich beigegebene Männchen darum bekümmern. Wäre es auch nicht eher anzunehmen, daß die Männchen selbst in Gläsern, wo keine Pflanzen beigegeben wurden, mit dem Weibchen einen Knoten bilden, wenn es sich um eine wirkliche Brutpflege handeln würde, anstatt es durch ihre fortwährenden Bewegungen zu stören?

Auch ich fand in einem Bache ein Weibchen von *Gordius aquaticus* mit einer Eischnur, um einen Sproß von *Ranunculus aquaticus* gewickelt; das Weibchen war tot und die Larven krochen nach einigen Tagen aus. Im Jahre 1913 fand ich in einem Bache eine Eierschnur von *Gordius tolosanus* (Duj.). Das Weibchen war nicht weit davon entfernt. Im Aquarium erhielt ich immer dann eine zusammenhängende Eierschnur, die vielfach gewunden um Zweiglein aufgewickelt wurde, sobald die Weibchen irgendetwas hatten, an das sie sich festhalten

und anwickeln konnten; nahm ich die Eierschnur weg, so löste sich der Knoten, den das Weibchen mit seinem Körper bildete, nicht auf. Als Belege aus der Literatur finde ich die Zeichnung v. LINSTOWS, die ein eierlegendes Weibchen darstellt. Das Bild wurde gewiß nach einem gefangenen Exemplar angefertigt; das Männchen fehlt dabei; das Weibchen legt ein kontinuierliches Nidamentum. Ebenso erwähnt VILLOT (1881), daß Männchen und Weibchen nach der Begattung auseinandergehen und die Eier dem Spiele des Wassers übergeben werden. Ich glaube daher, daß jeder, der sich längere Zeit mit Gordien befaßt hat, WESENBERG-LUNDS Annahme einer Brutpflege nicht beipflichten kann.

Bedeutend wichtiger erscheint mir die Frage über die Lebensdauer der Weibchen nach der Eiablage und über die Zahl der Eiablagen während der Vegetationsdauer eines Weibchens. Diesbezüglich finden sich nur vereinzelte Angaben, die dahin lauten, daß die Weibchen bald nach dem Ausstoßen der Eier absterben (meist 24 Stunden danach). Erst VEJDOVSKÝ, der die Ovarialdivertikel fand, berichtet von einer Regeneration der Geschlechtsdrüsen auf Kosten des sich zurückbildenden Parenchyms. Da er aber nur von Weibchen erzählt, die sich bereits ihrer Eier entledigt hatten, so wäre mithin der Gedankengang, der sich an die betreffende Stelle anschließen muß, notwendigerweise folgender: Die Ovarien sieht man bei der ersten Eiablage deswegen nicht, weil sie sich vollständig erschöpft hatten und nach einer Produktion von vielen Tausenden Eiern ganz geschrumpft sind; das Parenchym ist aber noch vorhanden (VEJDOVSKÝ 1888). Nach oder während der der ersten Eiablage werden nun auf Kosten des Parenchyms die Ovarien neu geschaffen und, da das Parenchym nun fehlt, so treten die weiblichen Keimdrüsen deutlich zutage. Wozu aber dieses Wiederentstehen der Ovarien erfolgt, darüber finden wir in VEJDOVSKÝS Schriften über Gordiiden (1886, 1888, 1894) kein Wort vor. Dieses müßte doch, um einen Zweck zu haben, entweder eine zweite Eiablage zur Folge haben oder eine Erinnerung an eine phylogenetisch frühere zweimalige Eiablage sein. Kein Forscher hatte nach VEJDOVSKÝ Gelegenheit, diese biologisch wichtigen Tatsachen näher zu studieren.

Mir gelang es, ein Weibchen nach der Eiablage 6 Wochen am Leben zu erhalten. Dieses hatte sich um einige Zweiglein von *Ranunculus aquaticus* gewickelt und bekundete sein Leben nur durch geringe Bewegungen. Später schien es tot zu sein; indessen überzeugte ich mich bald vom Gegenteil, sobald ich es aus dem Wasser nahm und auf die flache, trockene Hand legte, reagierte der Wurm sofort darauf mit

einem energischen Aufrollungsbestreben seines Körpers. Erst nach 6 Wochen war sein Körper schlaff geworden und er rührte sich nur sehr schwach, so daß ich ihn konservierte, um einer Maceration der Organe vorzubeugen. Ich machte Schnitte durch das Hinterende, den mittleren und den vorderen Teil des Körpers.

Vor allem fiel mir auf, daß das Hinter- und Vorderende das Parenchym noch besaßen, wo dessen Funktion als Turgorgewebe (RAUTHER 1905) notwendig ist. Sonst aber fehlte es überall und seine Reste fanden sich als bläschenförmige, ovoide Zellen mit wandständigen, halbmondförmig gebogenem Kern (Fig. 27) regellos durch den ganzen Hohlraum des Körpers verteilt vor. ŠVABENIK (1908) bildet diese Zellen in seiner Fig. 22 unter *y* ab. Sodann war das Receptaculum seminis mit Sperma vollgefüllt. Es mußte also nach der Eiablage eine Begattung mit irgendeinem beigegebenen Männchen erfolgt sein; trotzdem nun das Sperma sehr wohl einen beeinflussenden Reiz auf die Proliferationstätigkeit der nach der Eiablage neugebildeten (VEJDOVSKÝ) Ovarien hätte ausüben können, so fehlte jede Spur der Keimdrüsen; sie waren jedenfalls gleich dem Parenchym resorbiert worden.

Fig. 34 dieser Abhandlung zeigt einen Querschnitt nahe vor dem Ende des Receptaculum seminis: zuäußerst die Cuticula, darauf folgend die Hypodermis und Muskulatur, die nach Innen zu von einer deutlichen peritonealen Zellenschichte abgegrenzt wird (Fig. 34 *Perit.*). Hier scheint also tatsächlich ein Peritoneum vorhanden zu sein, wenn es sich solange erhalten hat und nicht mitresorbiert wurde. Mesenterien sind nur noch in ihren Überbleibseln anzutreffen. Die ovarialen Reste sind an den mesenterialen Überbleibseln dorsal suspendiert. Der Darm ist vorhanden, ebenso das ventrale Bauchmark. Innerhalb des Schnittes fallen uns noch Eier auf, die nach Auflösung der Eileiter vom Atrium in den Körperhohlraum hineingelangt sind. Ihre Zahl ist gering; die meisten weisen drei oder vier Kerne auf, jedenfalls als Folge ihres längeren Aufenthaltes in der atrialen Höhle, wodurch es zwei oder drei Spermien gelang ins Ei einzudringen. Die Eier befinden sich alle im Ruhestadium nach dem Ausstoßen des zweiten Richtungskörperchens mit umgewandelten runden Spermakernen.

Wir dürfen also aus dem Voraufgehenden folgenden Schluß ziehen. Die Vermutung einer Regeneration der Ovarien, ob zum Zwecke einer neuen Eibildung sei dahin gestellt, ist nicht anzunehmen. Nach 6 Wochen müßte unbedingt irgendeine Spur ihrer Tätigkeit vorhanden sein, zumals das Weibchen begattet war. Es ist vielmehr anzunehmen, daß die Proliferierung der Eier entweder vor oder gleichzeitig mit der

Eiablage erfolgt; im ersten Falle ist von den Keimdrüsen nach dem Ausstoßen der Eier keine Spur vorhanden, im zweiten Falle aber erscheinen sie in der bekannten metameren Anordnung, um sich erst später bis zu dem oben beschriebenen Grade rückzubilden. Bei diesen Vorgängen wird das Parenchym resorbiert.

Man darf aber nicht das eine als Muster fürs Ganze hinstellen; daher auch nicht dem einmal beobachteten Fall allgemeinen Wert zuschreiben. Da jedoch kein Autor über eine zweite Eiablage der *Gordius*-Weibchen berichtet und es vielleicht zu den Seltenheiten gehört, daß die Weibchen nach der Eiablage lange Zeit leben, so entschloß ich mich darüber in den voraufgehenden Zeilen ausführlichen Bericht zu erstatten. In neuerer Zeit berichtet N. Th. Meyer (1913) über ein Weibchen von *Gordius aquaticus*, das bis zum Ausschlüpfen der Larven aus den Eiern am Leben zu erhalten war. Er verwendete es nicht zu einer ähnlichen Untersuchung.

Infolge der länger andauernden Eiablage entwickeln sich die Eier von *Gordius aquaticus* ungleichzeitig. Diese Ungleichzeitigkeit der Entwicklung tritt insbesondere bei jenen Eiern auf, die im Spätsommer oder im Herbst gelegt werden. Sie hat zur Folge, daß man oft viele Embryonen mit noch wenig herangebildeten Organen neben vollständig entwickelten Larven antrifft.

Am besten ist es, die Eier durch ununterbrochen eingeleitetes Wasser zu bespülen. Es ist gewiß schädlich Tiere und Eier aus Bächen von unbekannter Konzentration der gelösten mineralischen Substanzen in ein Wasser andrer Beschaffenheit zu übertragen. Die Tiere reagieren darauf mit einer totähnlichen Unbeweglichkeit; sie erholen sich aber rasch, wenn man sie in ihr gewohntes Wasser bringt. Diese Erfahrung hatte auch N. Th. Meyer (1913) gemacht. Er erwähnt, daß sich die Gordiiden in der Gefangenschaft ohne Schwierigkeit fortpflanzen, wenn ihnen wenig frisches Wasser gegeben wird. Nun bezog er sein Untersuchungsmaterial von der biologischen Station in Borodin. Letztere hat gewiß eine andre mineralogische Facies als Petersburg, weshalb auch das Borodiner Wasser von andrer Beschaffenheit sein dürfte als das in Petersburg.

Die ausgeschlüpften Larven leben nur kurze Zeit. Dabei konnte ich feststellen, daß die Larven von *Gordius aquaticus* eine längere Lebensdauer zeigten, als die von *Gordius tolosanus* (Duj.).

Was nun mit den ausgeschlüpften Larven geschieht, darüber wissen wir nichts Bestimmtes. Meissner (1856) sah eine Einwanderung derselben in *Ephemera*-Larven, woraus er auf einen Wirtswechsel schließt,

wie er bei den Acanthocephalen bekannt ist, nur mit dem Unterschied, daß hier der endliche Wirt ein Käfer ist. Ein einwandfreier Beweis gelang ihm nicht. Nach ihm sind über den Wirtswechsel die verschiedensten Meinungen, alle auf Grund von Beobachtungen aufgestellt worden; wobei noch zu bemerken wäre, daß viele Forscher gerne geneigt sind, für jede *Gordius*-Art eine besondere Käferart als einzig normalen Wirt anzunehmen. Wie mysteriös diese Angelegenheit ist, das ersieht man aus VILLOTS Beobachtungen, der im Jahre 1874 mit großer Sicherheit die Cysten[1] als eine notwendige Entwicklungsbedingung erklärt und die Meinung vertritt, daß der Übergang der Larven in den definitiven Wirt ohne Zwischenwirt, meist per os erfolge. Als normale Wirte gibt er auf Grund ausgedehnter Beobachtungen Fische, Mollusken und allerhand Wassertiere an, während die Einwanderung in Käfer nur zufälligerweise und selten vor sich gehen solle. Im Jahre 1891 aber verbessert er sich wieder nach Vornahme von Beobachtungen und Experimenten dahin, daß die eigentlichen Wirte nur Käfer und die Cysten als eine Erscheinung des Eindringens in einen anormalen Wirt anzusehen sind, da sich in den Cysten unzweideutige Degenerationserscheinungen der Larven zeigen. Unter den Käfern treffen die *Gordius*-Larven, nach ihm, keine Wahl; sie sind befähigt, sich in jedem weiterzuentwickeln.

Im Lehrbuche der Zoologie von CLAUS-GROBBEN (1910) ist die von MEISSNER vorgebrachte Ansicht festgehalten, obwohl sie oft nachgeprüft wurde und vollkommen negative Resultate ergab. MEISSNERS Auffassung darüber gilt in den meisten andern Lehrbüchern (BRAUN, Parasiten des Menschen; The cambridge natural history edited by S. F. HARMER and A. E. SHIPLEY; Traité de Zoologie par EDMOND PERIER) von der Darstellung VILLOTS als überholt, obwohl kein späterer Forscher diese bestätigen konnte. Neuerdings neigt man zur Ansicht, daß jede *Gordius*-Art sich nur in einer ganz bestimmten Käferart entwickeln kann (v. LINSTOW 1891, 1892, 1898; VEJDOVSKÝ 1894; MONTGOMERY 1904) und zu ihrer Entwicklung mehr als ein Jahr braucht (ŠVABENIK 1908).

Ich hatte mich von Experimenten über den Wirtswechsel ferngehalten, da ich es für unzweckmäßig hielt, ohne genaue Kenntnis der Larvenorganisation mit ihnen Versuche anzustellen. Dennoch unterzog ich mich der Mühe *Ephemera*-Larven aus jenen Bächen zu untersuchen, wo ich im Frühjahr die meisten Gordien fand, um

[1] SCHEPOTIEFF (1907) bezeichnet sogar die Larven, die sich noch im Chorion befinden, als encystiert!

eventuell das Schicksal eingewanderter Larven zu konstatieren. Zu diesem Behufe untersuchte ich mehr als 600 *Ephemera*- und *Corethra*-Larven, ohne die geringsten Anknüpfungspunkte für eine weitere Bearbei tung dieses Themas zu erhalten. Nur in vier Fällen fand ich im Innern der *Ephemera*-Larven blasige Gebilde, ähnlich den zugrundegehenden *Gordius*-Larven. Letztere Beobachtungen besagen natürlich nicht viel und sollen nur einem späteren Forscher als Fingerzeig dienen, daß es wenig zweckmäßig erscheint, freilebende *Ephemera*-Larven auf Entwicklungszustände der Gordien zu untersuchen; es wäre denn, daß er sich vornehmen sollte, einige Tausende von ihnen einer Prüfung zu unterziehen.

Die Primärentwicklung der Larve.

Über die Eibildung aus den Epithelzellen der Ovariallappen, wobei sich das Plasma mit gleichzeitiger Kernvergrößerung in Dotterkörnchen modifiziert, berichtet Vejdovský (1888). Die ersten Reifungserscheinungen, die gleichzeitig mit der Beförderung der Eielemente in das Atrium vor sich gehen, studierte Montgomery (1904) bei *Paragordius varius* (Leidy) und Švabenik (1908) bei *Gordius montenegrinus* (Švabenik) und *Gordius tolosanus* (Duj.). Die Eier erreichen das drüsige Atrium mit der peripher gelegenen ersten Reifungsspindel und werden in diesem Zustand mit dem Sperma, das aus der Samentasche herausgedrückt wird, übergossen.

Die Samenkörperchen. Die Meinungsverschiedenheiten der Autoren über die Beweglichkeit der Spermien veranlaßte mich, diese genauer zu untersuchen. Insbesondere fiel es mir auf, daß nach Montgomery, das *Paragordius*-Sperma ein Flagellum besitzen soll und auffällige Bewegungen zeigt, während sonst alle, denen das Sperma von *Gordius aquaticus* (L.) und *Gordius tolosanus* (Duj.) bekannt war, dieses dem Nematodensperma gleichsetzten, das bekanntlich bewegungslos ist. Die auffallende Teilung in einen schmäleren Kopf und einen breiteren Schwanzteil schien die Berechtigung eines solchen Vorgehens zu rechtfertigen, obwohl das Nematodensperma diese Teile gerade in umgekehrter Anordnung zeigt (Korschelt und Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsg. der wirbellosen Tiere; Allgem. Teil, 1902, erste Liefg. S. 457, Fig. 268; Spermatozoen von *Ascaris megalocephala* und *Oxyuris ambigua*). Außerdem ist unsre Kenntnis über das Gordiidensperma unzulänglich und muß gerade hier, bei einer, hinsichtlich ihrer systematischen Stellung nicht festgelegten Tierordnung jede Tatsache mit prüfender Kritik mit in Erwägung gezogen werden;

mithin auch das Sperma. Sodann schien es nicht ohne Bedeutung zu sein auf die Arbeit G. Meissners (1856) näher einzugehen und das Eintreten der von ihm erwähnten und gezeichneten, überdies von Villot (1874) bestätigten Umwandlung der sonst als reif bezeichneten Form des Spermas zu prüfen. Kein einziger Autor hat sich nach Villot darum gekümmert und kurzweg die in den Hodenröhren auftretende Spermagestalt als die definitive angegeben.

Bevor ich jedoch meine Resultate ausführe, muß ich eine Zusammenstellung der bisher vorliegenden diesbezüglichen Untersuchungen geben; denn den meisten Nematomorphenforschern fielen die sonderbaren, in einer Unzahl in den Männchen sich vorfindenden Körperchen auf, so daß sich so mancher länger oder kürzer über sie ausließ. Schon v. Siebold zeichnet sie; nach ihm widmet G. Meissner (1856) ihnen ein eignes Kapitel. Er bemerkt, daß die runden Spermatiden, die in den geschlechtsreifen Männchen der Gordien vorgefunden werden, nicht die ersten Stadien sind, sondern daß man ihre erste Bildungsweise in ganz jungen parasitischen Stadien suchen müsse. Er berichtet in anerkennenswerter Weise über die Bildung der langen Spermatiden aus den runden, sieht aber das Plasma um den Kern der letzteren herum nicht. Er konstatiert zutreffend, daß eine Änderung der Gestalt der Samenkörperchen im Receptaculum vor sich gehe und bildet derartig fast vollständig entwickelte Spermatozoen ab. Eine Beweglichkeit schreibt er ihnen nicht zu, bezeichnet vielmehr derartige Beobachtungen als Irrtum.

Nach ihm zeichnet Villot (1874) in Fig. 75 *a*, *b*, *c*, *d*, *e* der Reihe nach die Entwicklung des Spermas aus den Spermatiden, erwähnt 1884 noch einmal, daß die Spermatozoen in den Hodenröhren der Männchen nicht als reif zu betrachten seien. Nichtsdestoweniger beachten die späteren Forscher diese Tatsache nicht, sondern bilden Spermatiden als Spermatozoen ab und sehen sie als solche an; so v. Linstow (1889), Fig. 32, Vejdovský (1894) Fig. 86, 87, 88, 89, Rauther (1905) Fig. 26. Vejdovský (1894) beschäftigte sich etwas eingehender mit den Samenkörperchen von *G. Preslii* (Vejd.) und wandte einige neuere Untersuchungsmethoden an. Überdies stellt er die Entwicklung der Spermatiden aus den Urgeschlechtszellen dar und berichtet, daß jedes der vier Chromosomen des Spermatogonienkernes nach Auflösung der Kernmembran, ohne jeden kinetischen Teilungsvorgang, je einen Zellkern mit nur einem Chromosomen darstellt. Über das weitere Schicksal dieser vierkernigen Zellen konnte er nichts in Erfahrung bringen; er führt aber Gründe dafür an, daß die Zelle unter

Abschnürung von vier Cytoplasmaportionen sich in vier neue teilt und auf diese Weise die ersten Samenmutterzellen zustande kommen. Durch weitere Teilungen der letzteren Spermatocyten II. Ordnung und schließlich als letzte Generation die Spermatiden. Bezüglich der Spermatozoen kommt er auf Grund von Ausstrichpräparaten nach Färbungen mit Picrocarmin und Hämatoxylin zu folgenden Schlüssen: »Jedes Spermatozoon besteht aus drei Abschnitten, die durch äußere Einschnürungen schon nach außen kenntlich sind.

a. Der vordere Abschnitt besteht aus einem dichten Plasma und dem stäbchenartigen Kerne.

b. Der mittlere, etwas angeschwollene Teil hat ebenso ein dichtes Plasma, in welchem jedoch an der Kernbasis eine scharf umschriebene, kugelige und mit einer hyalinen Substanz erfüllte Vacuole sich befindet.

c. Der dritte hinterste Abschnitt schnürt sich schärfer von dem mittleren Teile ab und erscheint als eine stark angeschwollene Kugel mit einer feinen Membran, unter welcher sich eine niedrige Plasmaschicht erstreckt. Das Innere der Kugel ist von einer schwach konturierten und mit einer blasseren Substanz erfüllten Vacuole eingenommen.«

Die beobachteten Vacuolen scheinen nur den Spermien der Species *G. Preslii* zuzukommen. Ich konnte sie nie darstellen; ebenso nie so scharfe Einschnürungen, die sich durch einen Querstrich hätten bildlich vor Augen führen lassen können, wie Vejdovsky dies in seiner Fig. 89 tut. Die Dreiteilung ist richtig, jedoch aus andern cytologisch wichtigeren Gründen.

Rauther (1905) färbt Schnitte durch geschlechtsreife *Gordius*-männchen mit Eisenhämatoxylin und damit auch die Spermatiden. Er deutet die beiden Pünktchen unterhalb des Kernes, »die oft durch eine unscharf begrenzte Zone derart miteinander verbunden sind, daß man sie für den optischen Durchschnitt eines Ringes halten kann«, als »das Centrosoma« ohne darauf specifische Färbungen gemacht zu haben. Das am Schwanzpol auftretende Pünktchen konnte er nicht deuten.

Mein Beitrag zur Lösung der Frage über die Lagerung des Kernes, der Centrosomen, des Idiozomas und der Mitochondrien[1] erstreckt sich hauptsächlich auf die Spermatiden der Gattung *Parachordodes* und *Gordius* (L.). Ganz umgebildete Spermatozoen konnte ich nicht eingehend untersuchen, da ich die Weibchen zur Eiablage hielt. Sobald

[1] In der Terminologie der wichtigsten Zellbestandteile folge ich Meves.

diese erfolgt war, behielten die Weibchen zwar im Receptaculum noch einige Spermatozoen zurück, die mir aber nicht ausreichten, streng verläßliche, spezifische Färbungen zu machen, welche zur Kontrolle der von mir vorgenommenen Eisenhämatoxylinfärbungen nach HEIDENHAIN, geboten sind. Erst im Jahre 1913 konnte ich die BENDAschen Mitochondrienfärbungen anwenden, welche mir Präparate lieferte, die in Fig. 6 *e* und *f* abgebildet sind. Aber vollständig konnte ich auch in diesem Jahre die Spermatozoen nicht untersuchen und muß dieses Thema späteren Untersuchungen überlassen. Das von mir im Jahre 1912 beobachtete vorgeschrittene Stadium ist das in Fig. 6 *a* und *b* dargestellte. In der Meinung, daß es sich um reife Spermatozoen handelte, bezeichnete ich die Gestalt der Gordiidensamenkörperchen als den Spermatozoen der Paludinen ähnlich (ANTON MÜHLDORF, Zoolog. Anzeiger, Bd. XLII, Nr. 1 vom 6. Mai 1913). Da ich nun weiter ausgebildete Entwicklungsstadien der Samenkörperchen derselben Nematomorphenspecies beobachten konnte (Fig. 6*e* und *f*), muß ich von diesem Vergleiche Abstand nehmen.

Bezüglich des Vorkommens der Spermatiden in der Hodenröhre konnte ich feststellen, daß am Ende der Hodenröhre solche von Kugelform anzutreffen sind, die mit dem weiteren Vorrücken zur männlichen Cloake die bekannte, lange Gestalt annehmen (Fig. 7—14), in welcher sie also befähigt sind in das Receptaculum befördert zu werden. Letztere Formen machen nur einen geringen Bruchteil des ganzen Spermatidenreichtums eines Männchens aus, der gewiß kleiner ist als die große Spermamasse, die in der Samentasche des Weibchens angetroffen wird, was zur Annahme zwingt, daß der bei der Begattung auf die runden Spermatiden ausgeübte Reiz, ihre rasche Umwandlung bewirkt. Nach erfolgter Begattung besitzt das Männchen noch eine Unmenge Spermatiden; ob es aber noch ein Weibchen zu begatten vermag, ist fraglich.

Die Spermatiden erreichen das große Receptaculum in Form einer langen Schnur, die sich darin vorläufig nicht in die Bestandteile auflöst. Diese Schnur wird durch eine gleichzeitig beim Begattungsakte erfolgende Abscheidung und Mitgabe einer schleimigen Substanz gebildet, die innerhalb des weiblichen Genitalapparates erhärtet (vgl. als Bestätigung dazu VEJDOVSKÝ [1886] Fig. 62 und 63; [1888] Fig. 11); von einem Spermatophor kann man aber nie sprechen (VILLOT).

Die Spermatozoen von *Gordius aquaticus*, welche die Gestalt besitzen, wie sie die Fig. 6*e* und *f* zeigen, weisen im Wasser eine wurmförmige Bewegung auf, die den Spermatiden, sowie den Spermatozoen

von der Form, die in den Fig. 6*a*, *b*, *c* und *e* dargestellt ist (nach Untersuchung in Wasser, in der Körperflüssigkeit der Tiere, verschiedenen Mischungen von Eiweiß + Salz + destilliertem Wasser) fehlt. Ob den vollkommen reifen Samenkörperchen ein Flagellum zukommt, wie es nach MONTGOMERY bei *Paragordius varius* (Leidy) auftritt, konnte ich nicht feststellen; einige LÖFFLERsche Geißelfärbungen mit Karbolfuchsin nach ZIEHL lieferten kein brauchbares Resultat.

Über die Länge der Spermatozoen, genauere Daten anzugeben bin nicht ich imstande, da ich nicht gewiß bin, ob die in Fig. 6 abgebildeten tatsächlich vollkommen reif sind. Ich fand verschiedene Größen vor, die zur Vorsicht mahnen.

Die Spermatiden der Nematomorphon haben zwei wesentliche Merkmale. Zunächst ist der schmälere 5,5 μ lange Kopf zu nennen; sodann ein meist, aber nicht immer, schwach zugespitztes Schwanzende: bei *Parachordodes* 3,5 μ, bei *Gordius* 4,5 μ der Länge nach messend. Sonst unterscheiden sie sich bei beiden Gattungen wenig voneinander; es wäre denn, daß man die schmälere Gestalt der *Gordius*-Spermatiden als hinreichendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber denen von *Parachordodes* anführt. So gehören die unter Fig. 12 und 13 abgebildeten Spermatiden dem Genus *Gordius* an, die übrigen stammen meist von *Parachordodes pustulosus* (Baird.) her mit Ausnahme von Fig. 14, die ich den Männchen von *Gordius tolosanus* (Duj.) entnahm. Seltener beobachtete ich unter den Spermatiden von *Gordius tolosanus* eine in Fig. 10 gezeichnete Form, von der ich nicht entscheiden kann, ob es sich hier um umgebildete oder von der Umbildung gerade ergriffene Samenkörperchen handelt.

Das Plasma setzt sich bei allen Spermatiden in zwei durch ihr verschiedenes tinktorielles Verhalten gegenüber dem Lichtgrün, Eosin, Gentianaviolett, Kristallviolett und Giemsa wohl abgegrenzten Schichten ab (Fig. 7); mit EHRLICHschem Hämatoxylin stellte ich wolkenartige Differenzierungen innerhalb des Plasmas im Schwanzteil her. Bei reifen Samenkörperchen beobachtete ich eine Scheidung des Plasmas in die beiden Teile nicht.

Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN ließ je nach dem Grade der Differenzierung alle Bestandteile der Zellsubstanz hervortreten. Die Mitochondrien verschwanden beim Differenzieren sehr frühzeitig (Fig. 7*a*, *b*, *c*, *d* und *e*). Im Schwanzteil erhielt ich auf diese Weise eine dickere oder dünnere Stützfaser (Fig. 7*c*), die von den Centrosomen zu einem Körnchen am Ende des Schwanzteiles zog. Dieser Achsenfaden färbte sich auch mit Gentianaviolett und Kristallviolett.

Hämalaun, Bismarckbraun, Hämakalzium, Ehrlichsches Hämatoxylin, Delafieldsches Alaunhämatoxylin, Hämatoxylin nach Caracci, Methylenblau, Giemsa und Safranin bestimmten die Lage des Kernes im schmäleren Teile der Spermatide. Er ist vollkommen strukturlos mit ihnen färbbar. Ringsherum folgt sodann eine dünne Schicht von homogenem dichtem Plasma, an welches sich eine Schicht von dünnem Plasma anschließt, in welchem nach der Bendaschen modifizierten Methode der Mitochondrienfärbung (Fixation in starker Flemmingscher Lösung, Färbung in Kristallviolett mit nachfolgender Differenzierung in 15%iger Essigsäure) sich Körnchen ergaben, die meist die Zellwand zu Buckeln hervortrieben. Sie waren selten isoliert, öfter wie auf einem Faden aufgefädelt (Fig. 9*a*). Auf andre Weise konnten sie nicht hergestellt werden; Triazid versagte.

Die Centrosomen, deren Austreten aus dem Idiozoma sehr gut zu sehen war, färbten sich mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Gentianaviolett und Kristallviolett; jedoch war eine Kontrolle mittels Bendas Nachchromierungsmethode von Alkoholmaterial mit schließlicher Färbung durch Toluidinblau erforderlich (Fig. 11*a* und *b*). Dann erscheinen zwei Pünktchen unterhalb des Kernes am Ursprunge der Stützfaser des Schwanzes, die als Centrosomen zu deuten sind.

Ein Differenzierungsprodukt am Ende des Schwanzes (Fig. 7 und 8) nach einer Eisenhämatoxylinfärbung, sowie nach Gentiana und Kristallviolett konnte ich auch nach Fixierung des Materials in Carnoyscher und van Benedenscher Flüssigkeit mit Färbung durch Boraxcarmin darstellen, nach einer Beizung der Spermatiden in 1%iger Chromsäure und Färbung in Hämatoxylin und Babeschem Safranin; das Körnchen trat als geschwänzter Punkt hervor. Ich wage nicht dieses zu deuten, so lange nicht seine endgiltige Lagerung in vollständig ausgebildeten Spermatozoen festgestellt ist.

Aus der Spermatogenese konnte ich folgendes beobachten.

Die junge vollkommen runde Spermatide zeigt einen centralen, großen Kern von ungefähr rundem Umriß (Fig. 7*a*, 12*c*). Nicht lange darauf bemerkt man an diesem Kerne eine buckelartige Erhebung, der Ursprung des Idiozomas mit den Centrosomen (Fig. 7*e*). Während der künftige Spermakern sich zu seiner definitiven Gestalt umbildet, tritt an seiner concaven Seite ein Nebenkern auf, der nur mit dem Bendaschen Verfahren auf Mitochondrien mit Kristallviolett gefärbt werden kann. Gleichzeitig hatte sich das Chromatin, das früher in Form dicker Fäden zu sehen war (Fig. 7*a* und 12*c*), an die Peripherie des nun exzentrisch liegenden Spermakernes begeben und

umschließt als chromatischer Mantel den Nucleolarsaft (Fig. 7*b* und 12*d*); eine übrigens allgemein auftretende Erscheinung. Der Kern weist von nun ab keine Struktur auf.

Im Plasma werden mit Hämatoxylin wolkenartige Züge färbbar (Fig. 12*d*); niemals ist aber eine hellere Stelle um den Kern herum bemerkbar. Vielmehr scheidet sich schon jetzt das Plasma in die früher erwähnten Partien, die voneinander durch das verschiedene, tinktorielle Verhalten gegenüber den Plasmafarben unterschieden werden können (Fig. 7*b* und 12*d*).

Weitere entwicklungsgeschichtliche Differenzierungen lassen zwei Centrosomen aus dem Idiozoma entstehen. Erstere stechen nach ihrem Austreten aus dem letzteren als zwei durch Eisenhämatoxylin schwärzbare Punkte hervor. Bendas Toluidinblaumethode zum Nachweise der Centrosomen gibt uns ein Mittel an die Hand, sich von der Richtigkeit unsrer Deutung zu überzeugen. Der Nebenkern ist noch umgeändert (Fig. 7*b*).

Inzwischen ist der Umriß der Spermatide länger geworden (Fig. 8*b*). Der kommaartig gebogene Kern streckt sich, wobei das Restkörperchen, das bei der Entstehung der Centrosomen aus dem Schizoma zurückgeblieben ist, an das Ende des Schwanzteiles rückt und mittels des Achsenfadens durch die ganze Länge des Schwanzteiles mit den Centrosomen in Verbindung bleibt. In diesen Stadien gewährt uns die Bendasche modifizierte Kristallviolettfärbung einen Einblick in den Zerfall des Nebenkernes zu Mitochondrien, kleinen Kügelchen, die perlschnurartig durch einen Plasmafaden zusammengehalten erscheinen. Dabei hat sich der Kern gestreckt oder ist noch leicht gekrümmt. Die Centrosomen bewahren immer ihren Platz; nie konnte ich sie irgendwo anders innerhalb des Spermatidenplasmas nachweisen.

Es ist nicht zulässig, diese Befunde über die Lage der einzelnen Zellbestandteile bei den Spermatiden auch auf die reifen Spermatozoen auszudehnen; denn die Fig. 6*e* und *f* zeigen, daß die Mitochondrien ihren Platz bei der Streckung der Spermatiden verlassen. Es ist daher nicht sicher anzunehmen, daß die übrigen Teile der Zelle an ihrem Orte blieben werden. Jedenfalls läßt sich aber sagen, daß die typischen Zellbestandteile bei den Spermatiden vorzufinden sind. Zugleich sieht man, daß der Vergleich der Gordiidenspermatozoen mit denen von *Ascaris* nur auf einer mangelhaften Erkenntnis der ersteren beruht. Welchen Samenkörperchen aber die der Gordiiden hinsichtlich ihrer Eigenart am nächsten stehen läßt, sich vorläufig nicht sagen.

Die Samenkörperchen der Nematomorphen sind, kurz zusam-

mengefaßt, langgestreckte Zellen mit einem stäbchenförmigem Kern, in dessen Nähe sich der Mitochondrienapparat befindet. Der Geißelapparat ist fraglich. Man muß, indem man den Spermatiden die gebräuchliche Terminologie zugrunde legt, einen Kopf und einen Schwanzteil unterscheiden. Das Mittelstück ist nur durch zwei Centrosomen angedeutet.

Vorgänge im Ei bis zur Furchung. Das Eindringen der Spermatozoen in das Ei sah ich nicht; darüber berichten G. Meissner (1856) und Montgomery (1904). Meine Beobachtungen erstrecken sich auf die Entwicklung des Eies von jenem Stadium ab, wo der Spermanucleus als ein stark gefärbter gerader oder gebogener Faden innerhalb der Eizelle liegt (Fig. 1).

Vor seinem Eintreten in das Atrium zeigt das Ei nur eine sehr schwache Hülle[1] durch welche die Samenkörperchen mit Leichtigkeit in sein Inneres eintreten können. Bezüglich der Stelle, an welcher sich das Sperma mit Vorliebe in die Eier begibt, läßt sich keine feststehende Angabe machen; um so leichter läßt sich aber sehen, daß das Eiplasma recht bald nach der Konzeption des Spermas zwei feste, scheinbar chitinige Hüllen um sich produziert. Nur an jener Stelle, wo das erste Richtungskörperchen (die erste Reifungsspindel ist nämlich bei diesen Vorgängen bis ganz an die Eiperipherie gelangt) austreten soll, zeigt sich deutlich, auch im Leben sichtbar, eine offene Stelle (»Micropyle« nach G. Meissner, 1856). Das Ei ist legereif.

Die frischgelegten Eier sind selten rund; meist sind sie infolge des Hindurchzwängens durch die schmale Cloakenöffnung von den umliegenden Eiern zu einem unregelmäßig mehrflächigen Körper gepreßt worden (Fig. 1). Ein anfangs leicht zäher, später konsistenterer Schleim (das Produkt der atrialen Drüsen) verbindet sie alle entweder zu einer Eierschnur oder zu größeren oder kleineren Ballen. Nicht lange darauf werden sie kugelrund. Innerhalb des grobvacuolären Plasmas sind reichlich Dotterkörner unregelmäßig im ganzen Eiraum verteilt. Das erste Richtungskörperchen ist schon ausgetreten (Fig. 1); seine Austrittsstelle wird verlötet und ist während der ganzen übrigen Entwicklungszeit unsichtbar.

Nach etwa 2 Tagen sieht man die Eizelle innerhalb ihrer doppelten Hülle freiliegen und ein drittes, zarteres Häutchen um sich bilden, die Membrana vitellina. Noch immer liegt der Spermanucleus unver-

---

[1] Ich bezeichne diese Hülle als Chorion, obwohl ich mit Montgomery (1904), geneigt wäre, die Bildung dieser Hülle eher dem Ei als dem Ovar zuzuschreiben.

ändert nahe seiner Eintrittsstelle. Die Ovocyte II. Ordnung zeigt ohne Zwischenstadium eine zweite Polarspindel (Fig. 2), der ersten vollkommen ähnlich. Das zweite Richtungskörperchen wird nunmehr ausgestoßen, bleibt aber auch während der restlichen Entwicklung in der Eimembran. Das Stadium der Eireife ist erreicht.

Gleichzeitig mit den oben erwähnten Vorgängen verwandelt sich das Samenkörperchen in den Spermanucleus, ein längliches oder rundes Kügelchen, in dem sich der Spermakopf zu fädigem spärlichem Chromatin umgestaltet. Auch die reduzierten Eichromosomen lösen sich innerhalb der sie umgebenden Membran zu fädigen und körnigen Partikelchen auf. Eine Kernmembran umgibt jeden der beiden Vorkerne, während sie sich einander nähern.

Die Stelle, wo sie sich treffen ist nicht konstant, meist aber die Mitte (Fig. 3). Sie werden hier von einer körnigen Eiplasmapartie umgeben, die auch den Zwischenraum zwischen ihnen einnimmt; die Dotterkügelchen sind also an dieser Stelle auseinandergewichen. Die Vorkerne sind von ungleicher Größe; der Eivorkern, immer größer als der Spermakern (Montgomery vermutete das Gegenteil ohne aber eine Bestätigung für seine Vermutung zu bringen). Dies läßt sich mit Sicherheit dann feststellen, wenn durch längeres Verweilen der Eier im Atrium zweien Spermatozoen ermöglicht wurde, in das Ei einzudringen. In diesem Falle sind sodann vor der Verschmelzung der Pronuclei zwei kleinere Kerne und ein großer Kern vorhanden (Fig. 3*a*). Diese Eier entwickeln sich nicht zu Embryonen; sie gehen früher oder später zugrunde; über das Stadium der Blastula und Gastrula kommen sie nie hinaus. Vielleicht bilden sie auch das Gros der sich unregelmäßig furchenden Eier.

Nach geraumer Zeit lösen sich die Kernmembranen der Pronuclei auf und die Chromosomen, die sich dabei wieder aus den Chromatinkörnchen und -fäden gebildet haben, schicken sich an innerhalb des sie umgebenden, gekörnten Cytoplasmas sich zu teilen und auszutauschen. Dabei, sowie während des Vorganges des Auseinanderrückens der Chromosomen, läßt sich ihre Zahl feststellen.

Camerano (1889) sieht acht Chromosomen bei *Gordius tolosanus* (Duj.) und *G. gratianopolensis* (Villot); Vejdovský (1894) zählt in den Spermatogonien von *G. tolosanus* (Duj.) ihrer vier, wovon auch Švabenik (1908) sich an Vejdovskýs Präparaten überzeugen konnte und welche Zahl er auch in den Eiern von *G. tolosanus* (Duj.) während ihren Reifungsvorgängen feststellt, während Montgomery 14 Chromosomen bei *Paragordius barius* (Leidy) beobachten konnte. Bei *Gor-*

dius aquaticus konnte ich stets vier Chromosomen nachweisen (Fig. 4), alle hantelförmig, selten in Gestalt kurzer Stiftchen auftretend. N. Th. Meyer (1913) zählt sieben bis acht Chromosomen, zeichnet sie aber punktförmig. Ich hatte im Jahre 1913 meine Präparate wieder auf die Chromosomen hin durchstudiert und glaube zwischen je zwei Punkten einen Verbindungsfaden zu sehen, so daß die von mir angegebene Zahl stimmt (Vgl. Fig. 4).

Eine achromatische Strahlung fand ich oft, nie aber Centrosomen (Meves). Das Eichorion ist ein guter Schutz gegen die unzähligen Bakterien, die sich insbesondere dann in der Eierschnur zeigen, wenn man selten frisches Wasser zu den Eiern einströmen läßt. Die Eimembran umschließt den Embryo, bis er vollkommen entwickelt, genug Kräfte besitzt, um das Chorion zu durchbrechen und ins Freie zu gelangen.

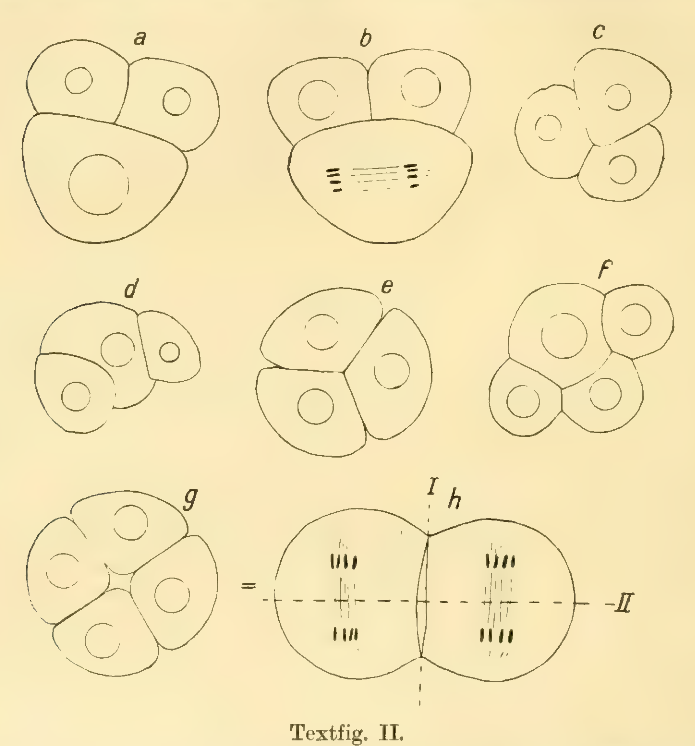
Montgomery sagt ausdrücklich, daß den somatischen Zellen des *Paragordius* 14 Chromosomen zukommen; wo sieben innerhalb der Reifungs- und Befruchtungsvorgänge zu sehen waren, da ließen sie sich als Doppelchromosomen feststellen. Švabenik (1908, S. 35 und 60) mußte sich geirrt haben, wenn er »nach Montgomery« den Zellen des *Paragordius* sieben Chromosomen zuschreibt. Montgomery (1904), S. 471: "These are bivalent chromosomes, as shown by their shape and by the fact that there are fourteen single chromosomes in the cells of the embryo." N. Th. Meyer (1913) erwähnt, daß Montgomery bei *Paragordius* acht Chromosomen zählte.

Die Furchung und Keimblätterbildung. Die homolezithalen (isolezithalen) Eier, mit gleichmäßig im Eiraum verteilten deutoplasmatischen Dotterelementen lassen einen adäqualen Furchungsgang zu, mit nicht determinativen Charakter der Blastomeren. Bezüglich des morphologischen Charakters ist der Keim auf Grund der wechselseitigen Lagebeziehungen der Blastomeren meist radiär zu der vom vegetativen zum animalen Pole ziehenden Hauptachse gebaut.

Das zweite Richtungskörperchen variiert in seiner Lage zur ersten Furche; man hat daher kein Mittel, die Furchungsebenen zu orientieren. Mit Sicherheit läßt sich nur die erste Furche als eine meridionale, senkrecht auf die Teilungsspindel auftretend, ansprechen. Das Ei wird durch sie gewöhnlich, aber nicht immer, in zwei gleiche Hälften geteilt, zwischen welchen meist eine Lücke auftritt. Die zweite Furche ist scheinbar auch eine meridionale (Textfig. II *h*) und steht senkrecht auf der ersten. Das Ei wird durch sie in vier gleiche Blastomeren zerlegt (Textfig. II *g*). Wie die dritte Furche verläuft ist schwer zu sagen

und habe ich dies nicht feststellen können. Im Achterstadium ist das Blastocöl in seiner ersten Andeutung vorhanden, die Furchungskugeln alle gleich groß oder fast gleich groß. Durch die folgenden Furchen entsteht eine vielzellige Blastula, die rund ist, keinen Größenunterschied zwischen den Blastomeren aufweist und im Innern ein geräumiges Blastocöl einschließt.

Die geschilderte Gesetzmäßigkeit ist nur mit einem gewissen Vorbe-



Textfig. II.

Textfig. 1 *a*, *b*, *c*, *d*, u. *e* führen das »Dreierstadium« vor; *b* zeigt den gewöhnlichen Übergang desselben in das Viererstadium. *f* und *g* sind Viererstadien; *g* ist aus *h* auf die angedeutete Art entstanden und stellt die gewöhnlichste Form des Vierzellstadiums dar.

halt geltend zu machen und nur deswegen mit einiger Sicherheit angeführt, weil die meisten Fälle ihr unterliegen. Das Textschema 2 führt die Variationsweite der Blastomerenbildung im Zweier- und Viererstadium genug einleuchtend vor Augen; dabei resultiert oft auch ein Dreierstadium, mit drei gleich oder verschieden großen Furchungskugeln. Die zweite Furche kann auch als eine äquatoriale aufgefaßt werden. Die Blastomeren sind nicht kugelförmig, sondern durch ihren gegenseitigen Kontakt abgestumpft und ihre gesetzmäßige Anordnung kann durch

verschiedene Lageverschiebungen beeinträchtigt erscheinen. Ferner können sie sich, wie dies auch MONTGOMERY (1904) feststellte, plötzlich oder successive vermehren, wobei nicht selten gewisse Zellen vom Furchungsprozesse ausgeschaltet werden und oft neben den Embryonen lange Zeit liegen bleiben. Die Figg. *g* und *h* im Textschema zeigen die allgemeinsten Fälle. Nie aber kommen derartig deutliche und auffallende Lagebeziehungen und Gruppierungen der Blastomeren vor, wie sie die im Bilateraltypus furchenden Eier der Nematoden zeigen.

Was soll man aber aus CAMERANOS Fig. 28—46 auf Taf. I (1889) schließen? Jedenfalls scheint dieser Forscher das gegenteilige Bestreben wie MONTGOMERY und ich gehabt zu haben. Während wir die regelmäßigen Furchungsfälle als die geltenden annehmen und die andern, da ihnen kein Gesetz zugrunde gelegt werden kann, als unverständlich hinstellen, zeichnet CAMERANO gerade die ungesetzmäßigen als die typischen und übersieht die häufiger auftretenden regelmäßigen.

Das Resultat der Furchung ist eine äquale Cöloblastula, aus vielen, nahezu kubischen Blastodermzellen gebildet, alle von gleicher Beschaffenheit und jede mit einem central gelegenen, großen Kern (Fig. 15*a*). Der Keim ist anfangs radiär gebaut, bekommt aber durch Streckung der Hauptachse und Vergrößerung einiger Zellen am vegetativen Pole einen bilateralsymmetrischen Typus. Die Zahl der größeren vegetativen Zellen ist gering. Um diese Zeit ist die Cöloblastula mit Zellen angefüllt.

Die Gastrulabildung erfolgt durch Embolie (Fig. 16). Jedoch ist der Invaginationsvorgang kein so deutlicher, wie wir ihn beim *Amphioxus* und *Echinus* zu sehen gewohnt sind, sondern es ist der sich bildende Urmund sehr eng. Man sieht nämlich am vegetativen Pol die vergrößerten Zellen unter starker Teilung als enges Hohlgebilde sich enstülpen, ein Vorgang, der mit Rückblick auf das mit Zellen angefüllte Blastocöl ganz verständlich ist (Fig. 16 und 17).

Inzwischen hat sich die Blastula nach ihrer Hauptachse noch mehr verlängert und die Entodermeinstülpung wächst dementsprechend in Form eines geraden, langen Rohres in den großen Raum der primären Leibeshöhle hinein (Fig. 17). Nie legt sich der Entoblast an den Ectoblast an, vielmehr füllt sich der Zwischenraum mit reichlichem Mesenchym an (Fig. 17). Die Hypoblastzellen sind nie erheblich kleiner, meist von gleicher Größe wie die des Ectoblastes. Der Blastoporus ist terminal gelegen und schließt sich frühzeitig, indem sich die Stomatoblasten aneinanderlegen. Die invaginierten Zellen sind kein reines Entoderm, sondern in einiger Hinsicht auch Mesentoderm.

Das Mesoderm ist ein Mesenchym, da die Zellen nie als Mesoblast

oder als kompakte Zellenmassen auftreten; sondern unregelmäßig im Blastocöl verteilt erscheinen. Es wird vom Ectoderm, sowie in geringerem Maße von Entoderm an jenen Stellen gebildet, wo die Invagination auftritt. Dortselbst sind die Stomatoblasten in rascher Teilung begriffen und daher rücken einige in die Leibeshöhle hinein. Letztere Zellen wären also ein Entomesoderm, das aber nie in Gestalt zusammenhängender Formationen, weder streifen- noch plattenförmig (Mesodermstreifen). auch nie in der Form von Hohlsäcken, uns entgegentritt. Sie gelangen nicht als histologische Einheit in die Furchungshöhle hinein, sondern lösen sich voneinander los und drängen sich, durch keine Modifikation gegenüber dem Ectomesenchym gekennzeichnet, zwischen diese hinein. Sie sind in reichlicher Zahl vertreten und teilen sich auch. Das Einwanderungsbestreben der Mesenchymzellen findet ungefähr um die Zeit des ersten Auftretens jener Zellen, durch deren Einstülpung das Bohrorgan entsteht (Fig. 17), seinen Abschluß. Es läßt sich mit Bestimmtheit sagen, daß eine frühzeitige Scheidung, entsprechend ihrer späteren Funktion nicht besteht; es ist in keiner Hinsicht angedeutet, welche vorwiegende Bedeutung dem Ecto- und welche dem Entomesoderm anheimfällt, welche also Muskeln und die Restmesenchymzellen am Ende der Larve, welche Globulen zu bilden haben (also nutritiven Charakters sind).

Mit diesen Angaben stimmen die interessanten Mitteilungen von Montgomery (1904) über die *Paragordius*-Entwicklung nicht gut überein. Schon eine beiläufige Vergleichung meiner Zeichnungen 15*a*, *b*, *c*, 16 und 17 mit denen des genannten Autors geben uns darüber Aufschluß, daß die Keimblätterbildung der beiden Gattungen der *Nematomorpha* scharf ausgeprägte Unterschiede erkennen lassen. Das Prostoma entsteht bei *Paragordius* auf einem viel früheren Stadium als bei *Gordius*; die Blastodermzellen sind bei jenem dabei erheblich größer. Ebenso scheint sich der Entoblast an den Ectoblast anzulegen. Sodann liegt der Blastoporus nach Montgomerys Versicherung nicht terminal, sondern an jener Stelle, wo der ventrale Urmund der Larven gefunden wird (Montgomery, 1904, S. 744). Die Verlängerung der Hauptachse des Keimes erfolgt viel später bei *Paragordius* als bei *Gordius*. Der auffälligste Unterschied ist aber die Entstehung eines reinen Entomesoderms bei *Paragordius*, anfangs in Form von Mesodermstreifen, deren Zellen sich nachher voneinander loslösen. Ein Ectomesoderm sah Montgomery in keinem Falle. (Es wäre dies ein Dokument gegen die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Annelida, bei denen man ganz exakt feststellen konnte, daß bestimmte Ectodermquartette

auch Mesodermzellen produzieren, daß hier also gewiß auch ein Teil des Mesoderms Ectomesoderm ist.)

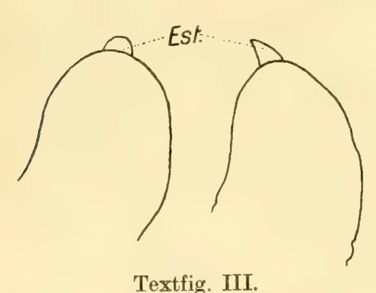
Organbildung. Als erstes Merkmal einer zunehmenden Differenzierung des Keimes tritt eine deutliche Sonderung des Körpers in zwei Bezirke ein, einen präsomatischen breiteren und einen schmäleren somatischen (Fig. 17). Um diese Zeit ist der Blastoporus durch Zusammentreten der Stomatoblasten verschlossen und das Ende der gastralen Invagination ist keulenförmig angeschwollen. Die weiteren entwicklungsgeschichtlichen Prozesse führen durch eine intensivere Zellteilung am animalen Pole (späteres physiologisches Vorderende der Larve) eine Verdickung herbei (Fig. 17), die bald hierauf viel deutlicher, als es bei der früher beschriebenen Stomodäumbildung der Fall war, als eine breite Einstülpung recht tief ins Innere des Blastocöls hineinrückt (Fig. 18). Die eingestülpte Partie ist anfangs einschichtig, wird aber bald dicker (Fig. 19), indem sich die Kerne teilen, was eine Zweischichtigkeit dieser Invagination zur Folge hat (Fig. 19). Mit ihrem unteren Ende lehnen sich die invaginierten Zellen dem Urdarme an, mit welchem sie eine recht große Berührungsfläche inne haben. (Fig. 18 und 19). Nie bricht der Urdarm in diese Invagination des Bohrorgans durch. Eine Kommunikation zwischen beiden ergibt sich erst dann, nachdem sich die Darmanschwellung abgetrennt hat und ein Schwinden ihres Lumens mit gleichzeitiger Vergrößerung ihrer Zellen Platz greift. Aus diesem Darmdivertikel, der in der Art eines echten Enterocöls sich vom Urdarm abfaltet, entsteht die »braune Drüse«.

Während dieser Vorgänge erhält die nunmehr dickwandig gewordene präsomatische Einstülpung an der zum Blastocöl gekehrten Seite eine Ringverbreiterung, als Ursprung des späteren Septums (Fig. 19 *Sept.*). Von der Wand des primären Ectoderms scheinen Zellen in der Höhe der septalen Region durch Vortreten aus der Körperwand dem Septum entgegenzuwachsen (Fig. 19). Jedoch kommt es nicht sobald zur völligen Abtrennung eines präsomatischen Blastocöls, die gewöhnlich erst eintritt, nachdem schon die Rüsselscheide bemerkbar wird (Fig. 23). Immer werden dabei einige Mesenchymzellen im präseptalen Cölom miteingeschlossen, die zur präcephalen Wandmuskulatur und den Retractoren des Bohrorgans werden (Fig. 23 *Mes*).

Der Embryo beginnt sich halbmondförmig einzukrümmen (Fig. 23), da die Eimembran nur ein beschränktes gerades Längenwachstum zuläßt. Oberflächlich macht sich der somatische Teil durch die vielen Mesenchymzellenkerne, die als gelbe, fettglänzende Punkte unregelmäßig im Körper verteilt liegen, vom präsomatischen, dem ein solches

Merkmal fehlt, unterschieden leicht kenntlich. An Schnitten sieht man keine Cuticula, oder nur eine Andeutung derselben; jedoch große Ectodermzellen (Fig. 20), ein gerades Darmrohr mit engem Lumen und eine vorgeschritten entwickelte braune Drüse (Fig. 23 *brDr*).

Diejenige Portion, die zur persistierenden werden soll, eilt in der Heranbildung der Organe bei *Gordius aquaticus* merklich vorwärts. Sie wächst schnell in die Länge. Die Darmzellen werden flacher und größer, breiten sich aus, ohne daß ihre Kerne kleiner werden (Fig. 23), wodurch die Darmwand an den Stellen der Kerne notwendigerweise erhöht erscheint. Unter stetem Flachwerden der Ectodermzellen wird die Cuticula sichtbar und kurz darnach treten die ersten Querringeln am Körper auf. Um die Zeit, wo sich der »Endstachel« als eine halbkugelförmige Erhebung in seiner Anlage kenntlich macht, ist der Embryo durch stetes Längenwachstum des somatischen (persistierenden) Teiles derart lang geworden, daß er sich innerhalb des Chorion einrollen muß; er hat seine bedeutendste Länge erreicht. Eine Messung kann an ihm nicht vorgenommen werden, da er beim Herausdrücken aus der Eihaut zerreißt. Noch immer finden sich viele Mesenchymzellen zwischen den Organen. Der »Endstachel« zeigt bald darauf eine Spitze (Textfig. III). Die Länge des somatischen Teiles nimmt zu der Zeit bedeutend ab, in der die ersten Bewegungen an der Larve sichtbar werden.



Textfig. III.

Entwicklung des Endstachels bei *Gordius aquaticus* aus einer halbkugelförmigen Erhebung am Ende des Kopfrumpfes. *Est.*, Endstachel.

Die präcephale Portion entwickelte sich in der Zwischenzeit auch weiter. Immerhin gehen ihre Differenzierungsprozesse bei weitem langsamer vor sich. Sie hat nach unsrer früheren Mitteilung sich einen Teil des Blastocöls durch Abschnürung mittels des Septums gesichert und weist in ihrem Centrum einen dicken Strang (Rüsselscheide und Rüsselretraktoren und Retractoren des Bohrorgans, Fig. 23 *BoRt, RRtr*) auf, gebildet während der Zeit des Längenwachstums des postakanthalen Teiles und während einer raschen Zellvermehrung zwischen dem Boden der Proboscisinvagination und dem Septum (Fig. 23). Am Boden der Einstülpung sieht man eine Wucherung des centralen präcephalen Stranges (in Fig. 23 ist in *R* der Beginn der Wucherung zu sehen), die zur Rüsselbildung bestimmt ist. (Die von N. Th. Meyer angegebene eigentümliche

»Rüsselbildung« kann ich nicht bestätigen, sie ist mir ganz unverständlich.) Die Cuticula bekommt Querringel. Das Ectoderm läßt auch die Stachelkränze an dem eingestülpten akanthalen Teile des Bohrorgans entstehen. Die Stilette werden ebenfalls vom Ectoderm, gleich der Cuticula gebildet.

In diesem Zustande verbleibt das Präsoma lange Zeit hindurch, ohne weitere deutlich zutage tretende Organe anzulegen. Stets erreicht es seine Beweglichkeit später als der somatische Larventeil. Diese Beweglichkeit kann erst zustande kommen, nachdem sich die Rüsselscheide vom Septum losgelöst und in das Lumen des Präsoma erhoben hat; zugleich müssen die Rüsselretractoren und Rüsselprotractoren die notwendige Stärke erreicht haben. Die ersten Bewegungen des Präcephalon bestehen daher nur in dem Ein- und Ausrollen des akanthalen Teiles des Bohrorgans; erst viel später kann auch der Rüssel vorgeschnellt werden.

Ein ähnlicher Verlauf wie bei *Gordius aquaticus* (L.) nimmt die Entwicklung auch bei *Gordius tolosanus* (Duj.). Ein Unterschied besteht nur darin, daß die Larve bei *Gordius tolosanus* im Chorion nie eine solche Länge erreicht, wie dies bei *Gordius aquaticus* der Fall ist.

Die Larven. Die Anzahl der Tage, die zur völligen Entwicklung der Larven notwendig sind, beträgt 28 bis über 30. Eine Ausnahme machten jene Eier, die mir ein Weibchen von *Gordius aquaticus* im Oktober legte; diese entwickelten sich nahezu 2 Monate und die Larven selbst lebten 1 Monat in den Eihüllen ohne dieselben zu verlassen. Schließlich gingen sie darin zugrunde.

Die letzten Entwicklungsprozesse bestehen sowohl bei *Gordius aquaticus* als auch bei *Gordius tolosanus* (Duj.) im Kürzerwerden des Körpers, im Verschwinden der Mesenchymzellen und in dem Auftreten der Globulen, die insbesondere bei der letzteren Art in der bekannten Weise auftreten (Fig. 30 *Glob*), während sie bei *Gordius aquaticus* nicht immer zu finden sind. Meist tritt die im Darm vorhandene Flüssigkeit, die an Hämatoxylinpräparaten sich schwarzblau färbt (Fig. 24 und 25), bei der letzteren Art, nicht zur Bildung von runden Flüssigkeitstropfen im Darm zusammen, sondern verbleibt in der in Fig. 24 dargestellten Art durch die ganze Lebensdauer der Larve, im Darme.

Die Globulen bilden sich auch bei *Gordius tolosanus* aus einer Flüssigkeit des Darmlumens, welche Flüssigkeit aus den Mesenchymzellen entsteht, die durch die resorbierende Tätigkeit der Darmzellen aufgenommen werden, sowie aus dem resorbierten Teile des Darmanfanges, der beim Kürzerwerden des Kopfrumpfes flüssig wird und welche Flüssigkeit der im Darmlumen schon vorhandenen einverleibt wird.

Die Larve liegt noch immer eingerollt im Chorion. Wie weit sich der somatische Teil des Larvenkörpers durch Resorption eines Teiles verkürzen kann, will ich an den Larven von *Gordius aquaticus* zeigen. Aus der Eihaut herausgedrückte Larven, deren primäre Leibeshöhle noch mit Mesenchymzellen angefüllt ist, zeigen folgende Maße: Rüssellänge 13 μ, Höhe der Rüsselbasis 4 μ, die akanthale Region ist 31 μ lang und 13 μ breit, der Kopfrumpf besitzt eine Länge von 80 μ bei einer Breite von 17 μ; insgesamte Länge 141 μ. (Diese Zahlen sind Mittelwerte von einigen Messungen; denn man findet längere und kürzere Larven. In diesen Stadien läßt sich überhaupt keine brauchbare zuverlässige Maßzahl angeben. Aber auch die vollständig entwickelten Larven können ihren Körper durch Muskeln verlängern und verkürzen, so daß alle hier angegebenen Zahlen nur annäherungsweise geltend zu machen sind.)

Von der inneren Organisation ist wenig bemerkbar, da diese von den vielen Mesenchymzellen verdeckt wird. Das Äußere läßt viele Ringeln erkennen und einen 6 μ langen »Endstachel«. Etwa 1 Woche darauf hellt sich der Kopfrumpf auf und man sieht darin eine »kleine braune Drüse«, einen großen Darmsack, der bis an die Drüse heranreicht. Die »Restmesenchymzellen« am physiologischen Hinterende sind schon vorhanden. Das Auffälligste ist aber, daß sich der Kopfrumpf bis zu einer Länge von 55—60 μ verkürzt hat. Um diese Zeit aber bemerken wir im Darmlumen eine stark lichtbrechende Flüssigkeit, aus der die Globulen werden.

Bei *Gordius tolosanus* (Duj.) ist der oben beschriebene Bildungsprozeß der Globulen nicht so deutlich zutage tretend. Der Darm ist bei den Larven dieser Form sehr klein und von keiner bestimmten Form (Fig. 30), die Stilette sind viel stärker und größer gebaut, der Kopfrumpf ist kürzer und plumper und zeigt nicht die Beweglichkeit des Kopfrumpfes der Larven von *Gordius aquaticus*. Hingegen ist die »braune Drüse« sehr groß; sie wächst oft bis zum Blastoporus hin, indem sie den Darm zur Seite drängt. Der Kopfrumpf ist meist zeitlebens gegen das Präcephalon abgebogen (Fig. 30) und wird selten und dann nur sehr langsam gerade gestreckt. Niemals zeigt er die energischen Bewegungen des Kopfrumpfes der Larven von *Gordius aquaticus* (Fig. 21).

Die Larven dieser beiden Nematomorphenarten unterscheiden sich auch durch die Endstacheln. Die Larven von *Gordius aquaticus* besitzen einen »Endstachel«, während die von *Gordius tolosanus* (Duj.) zwei seitliche »Endstacheln« aufzuweisen haben, die aber niemals über

das Ende der Larve hinausragen (Fig. 30 und 36), was bei *Gordius* der Fall ist (Fig. 33).

Bezüglich der Anordnung der Stacheln des Präcephalon ähneln die Larven der beiden untersuchten Arten einander vollständig (Fig. 37). Was die Körperringelung der Larven anbelangt, so konnte ich feststellen, daß dieselbe recht frühzeitig erreicht wird. Während sie am Präcephalon bei den Larven der beiden untersuchten Arten sich fast gleichartig verhält, ist am Kopfrumpf ein prinzipieller Unterschied wahrzunehmen. Bei den Larven von *Gordius aquaticus* finden wir 27—30 (Fig. 21 und 33) Querringeln an dem somatischen Teile, bei denen von *G. tolosanus* sind im vollständig ausgebildeten Zustande an diesem Körperteile nur unregelmäßige Ringeln vorhanden, deren Zahl gering und nicht konstant ist (Fig. 30).

Ich hatte im Jahre 1912 Gelegenheit auch bei *Gordius aquaticus* (L.) derart kurze Larven zu beobachten, wie sie *Gordius tolosanus* eigen sind. Da es sich aber, wie ich mich im Jahre 1913 überzeugen konnte, um zugrundegehende Embryonen von *Gordius aquaticus* handelte, die aus dem Chorion nicht herausschlüpften, so muß ich nur die in Fig. 21 abgebildete Larvenform als zu *Gordius aquaticus* gehörend bezeichnen.

Schon Meissner (1856) erwähnt, daß die Larven im Chorion länger sind, als im ausgeschlüpften Zustande. Er untersuchte gleichfalls die Larven von *Gordius aquaticus* (L.), fand keinen Unterschied von denen des *Gordius tolosanus* (Duj.). Er hatte schlechte Erfolge mit der ersteren *Gordius*-Art zu verzeichnen und bekam erst nach 2 Monaten Larven, die die Eihaut durchbohren konnten. Er erwähnt sodann, daß viele zugrunde gingen. Ich füge noch hinzu, daß nicht immer gesunde und von Weibchen, die lange in Gefangenschaft gelebt hatten, oft verkrüppelte Larven sich bilden. Es ist aber evident, daß nur jene Larven als weiter entwicklungsfähig anzusehen sein werden, die jene Globulen (als Reservenahrung) im Darme haben und nur jene ihre ihnen zukommende Gestalt erreicht haben, deren Stilette am weitesten chitinisiert sind.

Histologie der Larve.

Am eingehendsten habe ich die Larve studiert. Dazu wurde ich durch die großen Differenzen, die sich beim Studium der Arbeiten des verflossenen Dezenniums bezüglich der Larvenorganisation und deren Verwandtschaftsbeziehungen ergaben, veranlaßt. Die Larve von *Gordius aquaticus* war das Objekt dieser Studien; die von *Gordius tolosanus* (Duj.) habe ich histologisch nicht untersucht, jedoch dürften

diese, wie man aus ihrer Anatomie ersieht, auch in dieser Beziehung sich nicht stark von den Larven der Nematomorphenart *Gordius aquaticus* unterscheiden.

Ehe ich jedoch mit den folgenden Darstellungen beginne, hebe ich noch einmal hervor, daß ich hier nur jene Larven meine, die ganz schwarzbraun chitinisierte Stilette und ebensolche Stachelkränze besitzen. Die Stilettbasis muß wie eine Öse aussehen und ganz chitinisiert sein (Fig. 31).

Die Möglichkeit den ontogenetischen Entwicklungsgang der Larvenorgane samt ihren histologischen Eigentümlichkeiten für die Beurteilung der systematischen Stellung einer Tiergruppe verwenden zu können, ist von großer Bedeutung. SCHEPOTIEFF (1907) führte die Histologie der Larvenorgane bei *Gordius* etwas weiter aus, als die früheren Autoren. Hierbei gelangte er zu Resultaten, die in den meisten Punkten mit der Darstellung MONTGOMERYS (1904) im Widerspruche sind. Ich fühle mich daher veranlaßt, noch einmal auf dieses Thema genauer einzugehen und hierbei die Gründe, welche scheinbar die Verschiedenheiten der beiden Auffassungen ermöglichen konnten, zu eruieren. Soweit es angegangen ist, habe ich schon früher darüber berichtet. Hier sei es mir nunmehr gestattet, die einzelnen Organe vorzunehmen und sie zu beschreiben.

Die Cuticula umkleidet den ganzen Larvenkörper in einer fast gleichmäßigen Schicht. Der Rüssel (Fig. 21 *R*) ist ectodermal. Die mittlere Dicke der Cuticula beträgt 1 μ. Die Cuticula ist ectodermalen Ursprungs gleich den Stiletten des Rüssels (drei an der Zahl), sowie den drei Reihen von Stachelkränzen am akanthalen Teile des Bohrorgans. Am ganzen Körper mit Ausnahme des Bohrorgans und dem Hinterteile des Kopfrumpfes bildet die Cuticula Falten, deren Zahl an dem präcephalen Teile 14 beträgt; am Kopfrumpf wechselt die Zahl der Falten je nach der Stufe der Entwicklung. Die Cuticula chitinisiert nur an den Spiculae und den Stiletten, welche schließlich eine schwarzbraune Farbe annehmen.

Die soeben erwähnten Falten sind, wie alle früheren Autoren schon erwähnt haben, für die Beweglichkeit der Larve von großer Wichtigkeit. Ihre Notwendigkeit ist am ganzen Körper ersichtlich, insbesondere aber am Präcephalon. Hier wird nämlich der postakanthale Teil fast auf seine Hälfte beim Ausrollungsakte des Bohrorgans zusammengezogen; wobei jede nachfolgende Falte in die vorhergehende hineingepreßt wird (Fig. 21). Der akanthale Teil ist faltenlos.

Sehr interessant ist der Umstand, daß selbst in der neuesten Zeit,

trotz der guten Behelfe, so große Differenzen bei der Beobachtung der Bewaffnung des Bohrorgans sich ergaben. Am weitesten von den richtigen Verhältnissen entfernt sich SCHEPOTIEFF (1907). Zuerst hatte VILLOT (1874) die Reihen der Stacheln richtig beschrieben. Nach ihm prüfte sie MONTGOMERY (1904) für die *Paragordius*-Larve und fand eine annähernd ähnliche Bewaffnungsart vor, wenn auch die Stacheln nicht in gleicher Reihenfolge wie bei *Gordius*-Larven auftraten. SCHEPOTIEFF bemerkt aber vier Reihen von Stacheln und diese in einer Anordnung, wie sie vor ihm keiner gefunden hat, und wie auch ich sie trotz der eingehendsten Prüfung an maceriertem (1,5%ige Kalilauge) und lebendem Material nie vorfand.

Die Stacheln treten in Form dreier Reihen auf. Die beiden ersten sind am Grunde der Rüsselbasis inseriert (*SkrI*, *SkrII*, Fig. 37), die zweite genau unter der ersten Reihe, jede sechs platte Spiculae zählend und zwar: zwei laterale, zwei ventro- und zwei dorsolaterale. Die Stacheln des dritten Kranzes (*SkrIII*, Fig. 37) treten etwas weiter davon auf und erscheinen als sieben spitze Dornen auf sechs kegelförmigen Erhebungen, bezüglich ihren Insertionsstellen genau mit den ersteren Stacheln alternierend. Wir finden zwei ventrale Dornen, ein Paar ventro- und ein Paar dorsolaterale, sowie einen dorsalen Dorn vor. Dieses stimmt genau mit den Mitteilungen VILLOTS (1874) und mit seinen Abbildungen darüber, überein (vgl. hierzu meine Abb. 37). Die drei Stilette des Rüssels sind lange Stäbe mit einer Öse an ihrem unteren Teile. Der obere Abschnitt ist gerippt und stützt je ein kleines, spitziges Zähnchen (gewöhnlich »Mundzähne« genannt) (Fig. 21), das nach innen und außen bewegt werden kann. Seine Funktion steht jedenfalls im Dienste der Bohrarbeit.

Am Hinterende findet man, wie schon erwähnt, einen 3 μ langen Stachel, der aber nicht braun wird, vor.

Die Hypodermis ist aus dem primären Ectoderm hervorgegangen (Fig. 25, 28, 29 *Hyp.*). Sie ist sehr dünn und zeigt nur wenige platte Kerne. Als Matrix der Cuticula folgt sie dieser in ihrem gefaltetem Verlaufe über den ganzen Körper. Ihre Kerne tingieren sich dunkler als die der mesodermalen Muskeln. Unterhalb eines jeden Stachels zeigt sie je einen großen Kern, oder mehrere kleinere (unterhalb des Endstachels, Fig. 26). Im »Kopfrumpf« tritt die Hypodermis zur Bildung des Nervensystems der adulten Tiere in das Innere des Blastocöls, in Form einer Leiste vor, welche in regelmäßigen Abständen, zwei nebeneinander liegende, durch ihre Größe leicht auffällige, stark gefärbte Kerne aufweist (Fig. 33, Fig. 25). Strukturlose Kerne sind der Hypo-

dermis eigentümlich und gelten als ein gutes Erkennungszeichen für sie, das sich nur für das Präcephalon nicht besonders stichhaltig erweist, wo die Kerne groß sind und gerne dicke Chromatinfäden erkennen lassen.

Schepotieff erwähnt die Hypodermis mit keinem Worte, spricht sich auch darüber nicht aus, wie die Cuticula entsteht; da er aber eine zu dicke Cuticula zeichnet, so wird diese mit einiger Sicherheit als Cuticula und Hypodermis aufzufassen sein.

Das Bild der Cuticulamatrix wäre unvollständig, wollten wir nicht auf ihre Weiterentwicklung hinweisen. Bekanntlich ist das Ectoderm in seinen ersten Entwicklungsstadien recht dick (Fig. 20), mit zunehmender Ausbildung der Cuticula wird es dünner und relativ kernärmer bis der oben beschriebene Zustand erreicht ist. Da aber Vejdovský (1894) in seiner Arbeit über die »Organogenie der Gordiiden« an Querschnitten durch parasitische Würmer eine verhältnismäßig höhere Hypodermis zeichnet, welche später bei adulten Tieren um ein Bedeutendes schwächer wird, so muß man daraus schließen, daß aus dem larvalen dünnen Zellkomplex wieder ein höherer wird, der nach der Bildung der strukturellen Cuticulaschichten der geschlechtsreifen Würmer wieder zurückgeht.

Das Septum ist eine ectodermale Scheidewand, zwischen dem Präcephalon und dem Kopfrumpfe gelegen, die nur nach Feststellung ihres Entwicklungsmodus befriedigend erkannt werden kann. Seine Entstehung aus einem Ringwulste an der primären Einstülpung des Bohrorgans habe ich früher besprochen. Tretjakow sah es zum erstenmal; unabhängig von ihm bildet es Montgomery (1904) ab. Da man auf den ersten Blick dem Septum eine große phylogenetische Bedeutung zuschreiben könnte, so war ich bestrebt, mir über die Art seines Auftretens und seiner Funktion noch zu einer Zeit klar zu werden, bevor ich die übrigen Organe studiert hatte. An Schnitten tritt es nicht besonders evident hervor; es ist daher hier unbedingt die Lebendbeobachtung vorzunehmen. Dabei leisten Methylenblaufärbungen in vita Unentbehrliches, da dadurch die präseptalen Muskelkerne intensiv blau gefärbt werden; da weiter die braune Drüse sich sehr eng an das Septum anschließt, so tritt das Septum als eine dünne ungefärbte Membran sehr distinkt hervor, die direkt aus der Hypodermis hervorzutreten scheint. An Schnitten färbt sich das Septum mit Hämatoxylinen, aber nur sehr schwach. An Querschnitten durch das Präsoma in der Nähe des Septums sieht man an die Hypodermis anschließend, die Wandmuskeln, sowie die Retractoren des Bohrorgans, sodann einige Kerne, die scheinbar die Reste des einstigen Kernreichtums

der primären Invagination des Bohrorgans sind. In der Mitte erblickt man den Ausführungsgang der braunen Drüse, der durch den präcephalen centralen Muskelstrang hindurchgeht. Alle Lücken zwischen diesen Zellen zeigen aber die hellblaue Farbe des gefärbten Septums.

Das Septum folgt den Bewegungen des Bohrorgans; bei dem Ausstülpungsakte wird es in den Kopfrumpf gedrückt, bei der Einrollungsarbeit der Muskeln aber baucht es sich nach vorn aus. Schon folgende Tatsachen, die durch sein Auftreten bedingt sind, hätten den früheren Forschern auffallen können: 1) Es ist ohne Mühe bemerkbar, daß die Bewegung der Körperflüssigkeit innerhalb des Präsoma sich nicht auf die Körperflüssigkeit des "head-trunk" überträgt. 2) Durch die Mitte des Präcephalons zieht ein dicker Strang (»Retractoren des Rüssels«), der sich nirgends seitlich inseriert. Dieser muß also unbedingt an eine quer verlaufende Wand angewachsen sein; und diese Wand ist das Septum.

Das Nervensystem (Fig. 23, 25, 29, 30, 33, 36 *N*). Der genetische Zusammenhang des Nervenstreifens einer *Gordius*-Larve mit dem Bauchmarke eines adulten Individuums ist nach unsern jetzigen Kenntnissen, ebenso schwer zu erfassen, wie der ganze Entwicklungsvorgang überhaupt. Und doch wäre dieses Organ mit seinen besonderen strukturellen Eigenheiten bei den adulten Tieren, geeignet, zum Teile die phylogenetischen Beziehungen dieser Tierordnung zu klären und wird es von besonderer Notwendigkeit sein, seine weiteren entwicklungsgeschichtlichen Differenzierungsphänomene in einer lückenlosen Reihe einem Vergleiche mit gleichen Organen andrer Tiere zu unterziehen.

Diese Frage bekommt durch die Auseinandersetzung Vejdovskýs (1894), nach welcher sich das Nervensystem der parasitischen Stadien, unabhängig von der larvalen, aus einer ins Blastocöl versenkten Ectodermzellenmasse anlegen soll, eine weitere Bedeutung. Nach Vejdowský soll also die doppelte, so leicht durch ihre großen, dunkel gefärbten Kerne ins Auge springende Zellenreihe der Ventralseite des Larvenkörpers resorbiert werden, bevor sie überhaupt eine Funktion noch erreichte. Denn es ist sehr fraglich, ob dieser primitive Nervenstreif, der noch ganz im Ectoderm liegt, durch keine Fasern oder sonstige Sondergebilde ausgezeichnet ist, in seiner Unvollständigkeit überhaupt als Perzeptionsorgan irgendwelchen andern Sinnes als des Tastsinnes und Muskelsinnes fungieren kann. Bei der Betrachtung der energischen Bewegungen des Präcephalons und beim Vergleiche derselben mit den nur drehenden Lageänderungen des Kopfrumpfes, dem man kein Interesse an der Umgebung absehen kann, muß es jedem sofort auffallen, daß gerade in jenem Larvenkörperteil, der die größte Beweg-

lichkeit an den Tag legt ein deutlich bemerkbares Perceptionsorgan der Tastfunktion fehlt. Und daß die eingewucherte Zellenmasse eine Nervenanlage ist, daran kann mit Hinblick auf ihre Entstehungsweise, die den Charakter der Bildungsweise der nervösen Apparate an sich trägt, nicht gezweifelt werden. Es ist daher der Gedanke der nächstliegende, daß sich dieser verdickte Ectodermstreifen für das spätere Leben anlegt. Wenn daher VEJDOVSKÝ an dem 12 cm langen *G. pustulosus* in der ganzen hinteren Körperhälfte die Nervenanlage nicht fand, so läßt dieser Befund nur einen Schluß zu, nämlich den, daß das allgemeine Wachstum des Tieres der des Nervenstreifens vorauseilt. Daß sich das vordere, untere Schlundganglion der Tiere erst sehr spät anlegt, und zwar aus einer Verdickung des Bauchmarkes, daran wird wohl kaum zu zweifeln sein, wenn auch SCHEPOTIEFF (1907) schon innerhalb der Larven in der Vorderpartie des Körpers ein »Hirnganglion« findet, das ganz gewiß der kontrahierte Rückziehmuskel des Rüssels darstellt.

Man kann sagen, daß das primäre Ectoderm nur an der ventralen Seite seine ursprüngliche Dicke beibehält oder auch, daß es sich hier auch auf die allgemeine Zellenhöhe umbildet, um dann durch Vortreten in der medianen Linie zu der oben geschilderten Besonderheit zu gelangen. Beide Fälle können Geltung haben, wenn auch der letztere von beiden durch das cytologische Gepräge der Kerne den meisten Schein für sich hat.

Immer reicht die Nervenanlage bis zum Blastoporus vor; sie ist vorn dicker als in der Nähe des Urmundes und ist unpaarig angelegt; sie ist aber durch eine strenge Paarigkeit der Kerne ausgezeichnet. Eine Färbung der Larven mit Hämatoyxlin nach CARACCI (Fixieren in Chromessigsäure, auswässern und nachher 6—10 Stunden färben; Glyzerinaufhellung) gibt uns darüber unzweideutigen Aufschluß.

Specifische Sinnesorgane fehlen der Larve vollständig; Schmeckorgane konnte ich nicht entdecken, um die Meinung W. A. NAGELS in Bibliotheca Zoologica, Bd. VII (1894), daß den Larven eine Schmeckempfindung zukommt, bestätigen zu können.

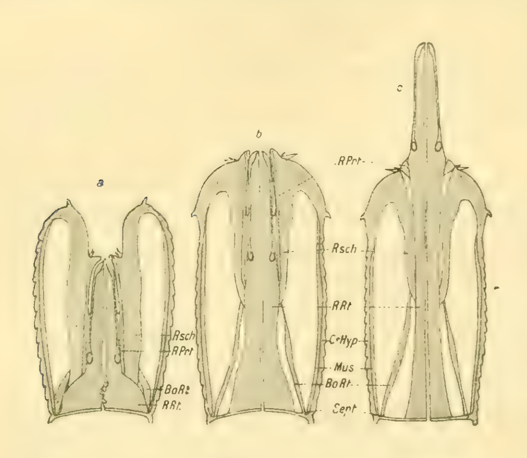
Die Muskulatur. Es ist sehr zeitraubend den Bewegungen des Praecephalon zu folgen, jedoch kann nur ein genaues Studium lebenden und in verschiedenen Fixationsflüssigkeiten fixierten ebenso in vita gefärbten Materials einen Einblick in diese Verhältnisse gewähren. Es ist selbstverständlich, daß bloße Schnitte hier wenig Brauchbares leisten, ebenso wie es natürlich ist, daß ein Verständnis der Muskulatur ohne genaues Studium ihrer Funktion undenkbar ist. Ich hatte daher

alle Bewegungen der Larve studiert und versuchte sodann, mir über die Muskeln, welche diese Bewegungen veranlassen, klar zu werden. Auf diese Weise erzielte ich Resultate, die ganz eigenartige Muskelverhältnisse zutage treten lassen, wie sie kein Autor vor mir zu sehen das Glück hatte. Nachdem ich sie auch an Schnitten in überzeugender Weise vorfand, so war ich genötigt, neue Bezeichnungen den Teilen des Präcephalon zu geben, wovon ich schon früher berichtete. Um mich möglichst klar der Aufgabe, die Muskulatur zu besprechen, zu entledigen, will ich zuerst eine genaue Beschreibung des Präcephalon vorausschicken, das wie ich öfters erwähnte, gewissermaßen nur ein Bewegungsorgan ist und daher nur durch seine Muskulatur verstanden werden kann. Dies ist auch der Grund, warum ich eine genaue Beschreibung desselben bis zu diesem Absatze verschob.

Sein Äußeres habe ich schon früher dargestellt; interessanter ist sein Inneres. Die Hypodermis des postakanthalen Teiles wird nach innen zu mit wenigen langen, glatten Muskelelementen bedeckt (Fig. 28), deren Kerne mittelgroß sind und eine schöne netzige Struktur aufweisen. In der Mitte des Präsomas findet sich ein langer Strang vor, der an den Rüssel ansetzt. Er ist am Septum festgewachsen, in seinem Innern hohl und zeigt an seiner Oberfläche große, ovale, wie Buckeln hervortretende Kerne, die in regelmäßigen Höhenabständen jedesmal eine Querreihe bildend, rings um den Centralkanal (Fig. 32 *Ausfg, brDr*) liegen. Die erste Kernreihe liegt direkt am Septum an (Fig. 32), zwei weitere liegen oberhalb dieser. Diese reihenweise Anordnung erscheint beim ausgestülpten Rüssel etwas gestört. Nur an Querschnitten lläßt sich die Zahl dieser Kerne genau feststellen, in vita gelingt dies nie, da die darunterliegenden von den daraufliegenden verdeckt werden. Sie beträgt oberhalb des Septums, sechs (Fig. 28). Dieses Rohr, das aus diesen sechs Zellen gebildet wird (Fig. 32 *R.Rt*) leitet das Secret der braunen Drüsen aus, was im Leben beobachtet werden kann; die Zellen dieses Rohres fungieren aber auch als starke Muskelzellen (»Rüsselretractoren«). Etwa von seiner Mitte ab, wird dieses Muskelrohr von einer hypodermalen Scheibe umgeben, die bis an die Basis des Rüssels (wenn er ausgestülpt ist) reicht und dort in das übrige hypodermale Gewebe übergeht (Fig. 32 *Rsch*). Die Kerne dieser Scheibe sind echte, stark gefärbte Hypodermiskerne und treten in ziemlicher Anzahl auf. Die untere Partie dieser »Rüsselscheide« ist an den oben erwähnten Strang festgewachsen. Zellgrenzen sind in der Rüsselscheide nicht wahrzunehmen. Die von mir genannte Rüsselscheide ist durchaus nicht mit der nach MEISSNER genannten gleich-

zusetzen, ebenso nie mit der Rüsselscheide der Acanthocephalen vergleichbar. Die »Rüsselscheide« nach SCHEPOTIEFF stellt auch etwas andres vor; die »Rüsseltasche«, nach diesem Autor, ist der Hohlraum des retrahierten Bohrorgans. Im Hohlraum dieser Rüsselscheide steckt der Rüssel, welcher dabei nicht mit seiner Cuticula bedeckt ist, da diese nur an seinem ersten Drittel festgewachsen ist (siehe Textfig. IV sowie Fig. 26).

Die Rüsselbasis ist für die Bewegungsmechanik des Rüssels von größter Bedeutung. An diese setzen sich nämlich ectodermale Muskelelemente an, die bis unter die Stilette reichen und an dem Rüssel festgeheftet sind (Rüsselprotractoren) (Textfig. IV), ihre Zahl kann ich nicht angeben, aber sie dürfte die Zahl 6 nicht überschreiten (Fig. 38 *RPrt*).



Textfig. IV.

Man sieht die Bewegungsmechanik des Praecephalon schematisch dargestellt; *a* zeigt das Bohrorgan ganz eingezogen, *b* mit ausgerollter akanthalen Region; *c* mit vollkommen ausgestülptem Bohrapparat. Über die angewandten Zeichen siehe S. 72 dieser Abhandlung.

Von der Basis der Rüsselscheide (Fig. 32 *Rsch*) reichen mehrere mesodermale lange und kräftige Muskeln, bis an den Rand des Septums (Fig. 32 *BoRt*). Ihre Zahl ist auch schwierig zu ermitteln, da die rückwärtsliegenden vom Ausflußrohre des Secretes der braunen Drüse verdeckt werden und an Querschnitten man nicht sicher ist, ob alle Kerne auftreten, wobei man noch Gefahr läuft, oft Kerne der Rüsselscheide als die der besprochenen Muskeln anzusehen. Ungefähr läßt sich sagen, daß ihre Zahl nie mehr als acht und nie weniger als sechs beträgt (Fig. 28 *BoRt*). An Larven, die mit ZENKERs Fixierungsflüssigkeit behandelt wurden, legen sich diese Retractoren der Rüsselscheide (Retractoren des Bohrorgans) eng an die Rüsselretractoren an, so daß man sie überhaupt nicht unterscheiden kann. Es entstehen dann Bilder, wie sie MONTGOMERY (1904) und TRETJAKOV (1901) beschreiben. Diese Beschreibung der Muskulatur kann natürlich ohne Gebrauchserklärung der beschriebenen Einzelteile nicht verstanden werden.

Dazu wird eine Erläuterung der Bewegungen notwendig sein, welche die folgende Einteilung zulassen.

A. Bewegungen des Präsomas.
   1) Ein- und Ausstülpen des Bohrorgans.
   2) Kreisende Bewegung des Präsomas.
   3) Kreisende Bewegung des Rüssels.

B. Bewegungen des Kopfrumpfes.
   1) Kreisende (Seitwärts)bewegung.
   2) Schlängelnde Bewegung.

C. Vorwärtsbewegung.

Der Ein- und Ausrollungsakt des Bohrorgans und des Rüssels geht in vier wohl unterscheidbaren und zeitlich getrennten Phasen vor sich. Man merkt zuerst deutlich, wie durch eine starke und auffallende Kontraktion des postakanthalen Teiles die Rüsselscheide hinaufgepreßt wird, wobei der akanthale Teil samt der Bewaffnung herausgerollt wird; langsam folgt sodann der Basalteil des Rüssels. Nun scheint ein toter Punkt in der Bewegung eingetreten zu sein; man glaubt fast, als ob die Larve nicht wüßte, was sie weiter zu machen hätte. Endlich schnellt der Rüssel hervor, wobei sich der centrale Muskelstrang in seiner oberen Hälfte, vom Boden der Rüsselscheide bis zu den Stiletten, stark verlängert und sich fast auf die Hälfte seiner ursprünglichen Stärke verschmälert (Textfig. IV).

Wir schließen daraus folgendes. Das Herauspressen der Stachelkranzregion wird durch den auf die Leibesflüssigkeit von den Wandmuskeln der gefalteten Portion des präcephalen Larvenkörpers ausgeübten Druck bewirkt, welcher Druck sich auf die Rüsselscheide fortsetzt und sie zum Hinaufrücken zwingt; gleichzeitig kommt die Rüsselbasis zum Vorschein. Letztere ist sehr zu beachten, da wir ohne ihr keine Erklärungsmöglichkeit für das Herausschnellen des Rüssels hätten. Es belehrt aus daher ein etwas subtilerer Vergleich der Fig. 36 und 37 in MONTGOMERYS Arbeit "The Development and Structure of the Larva of *Paragordius*" (1904), daß der Rüssel auf eine ganz unerklärliche und vom Autor nicht näher beschriebenen Art von der unten ihm liegenden Hypodermis tief hinabgezogen wird. Ebenso ersieht man aus den Figuren nicht, wie der Rüssel ausgestülpt wird. Wir vermissen in der Fig. 36 aber die Rüsselbasis, von welcher, wie ich fand, einige glatte, ectodermale Muskeln bis unterhalb die Stilette herabreichen und durch ihre Kontraktion den Rüssel hinausziehen. Diese fungieren also als Rüsselprotraktoren (Textfig. IV *RPrt*). Sie

setzen sich aber nicht an die Stilettbasen an, zu welcher Annahme man durch das Aussehen derselben verleitet wird; sie sind vielmehr tiefer unter ihnen, direkt an dem centralen Muskel angewachsen. Man merkt nämlich an jüngeren Larven, deren Stilette nicht chitinisiert und daher noch weich sind, daß sich diese unter dem Zuge der Rüsselprotractoren verbiegen; da der Rüssel um ein Bedeutendes höher hinausgezogen wird (Textfig. IV *c*), als die Stilettlänge beträgt, so müssen wir auch daraus schließen, daß die genannten Muskeln unter ihnen festgewachsen sind.

Die Rüsselprotractoren sind an Schnitten und im Leben zu beobachten; an Schnitten leichter als im Leben, da sie im letzteren Falle durch die dicke Hülle der Rüsselscheide verdeckt werden. Mit einiger Geduld können sie aber auch in vita konstatiert werden (Textfig. IV *RPrt*).

Wesentlich einfacher als das Ausrollen des Bohrorgans, ist das Hineinrollen desselben. Hier spielt der große, dicke präcephale Muskelstrang eine geringere Rolle, als die Retractoren der Rüsselscheide (Retractoren des Bohrorgans) (Textfig. IV *BORt*).

Aus dieser Darstellung erhellt, daß der Rüssel durch einen ganz gesonderten Muskelmechanismus, unabhängig bewegt werden kann. Davon kann man sich auch im Leben leicht überzeugen; man merkt oft, daß die Wandmuskulatur des postakanthalen Teiles die Rüsselscheide herauspreßt während gleichzeitig der Rüssel hineingezogen wird. Diese gleichzeitigen, in entgegengesetzte Richtungen erfolgende Bewegungen sind sehr auffällig.

Bei ganz eingezogenem Bohrorgan sitzt die Rüsselscheide (ihre Retractoren sind dabei kurz und dick geworden), die in sich den Rüssel birgt, auf dem stark kontrahierten unteren Teile der Rüsselretractoren; die Rüsselbasis schließt über die Spitze des Rüssels zusammen (Textfig. IV *a*, Fig. 32).

Neben diesen, bis jetzt besprochenen Bewegungen des Präsoma, merkt man unter dem Mikroskop auch Seitwärtsbewegungen desselben, die ebensogut kreisende sein können. Diese werden ohne Zweifel durch die mesodermalen Muskeln der Leibeswand bewerkstelligt, indem durch eine ungleichmäßige Zusammenziehung derselben die präsomatische Portion sich dahin neigt, wo gerade die Muskeln angezogen haben.

Die Seitwärtsbewegung des Rüssels ist das Resultat eines ungleichmäßigen Zuges seiner Protractoren; diese Bewegungen sind übrigens selten zu beobachten, so daß ihnen eine tastende Bedeutung abgesprochen werden muß.

Der Kopfrumpf besitzt auch vereinzelte, aber nie eng aneinander schließende Muskeln, länger oder kürzer, mit kleineren oder größeren

Kernen; sie sind mesenchymatischen Ursprungs. In der Partie hinter dem Blastoporus fehlen sie ganz. Sie besorgen alle Lageänderungen des "head-trunk" in sehr ausgiebiger und energischer Weise.

Als Endergebnis aller gedachten Bewegungen ergibt sich eine Ortsveränderung, die aber nicht immer nach vorwärts gerichtet ist. Innerhalb der Muskeln einer *Ephemera*-Larve ist zwar das letztere der Fall, unter dem Deckgläschen aber gleiten die harten Chitinspitzen der Stachelkränze an dem Objektträger aus und die Larve führt nur wurmartig windende Bewegungen aus unter fortwährendem Ein- und Ausrollen des Bohrorgans. Die Art des Vordringens im Gewebe des Wirtes wurde schon von früheren Forschern genau beschrieben. Die Stilette haben bereits früher die Zellen im Gewebe des Wirtstieres gelockert; während nun der Bohrapparat eingerollt wird, drängt der Kopfrumpf, indem sich seine Endstacheln feststemmen, das Präcephalon in die Wunde hinein. Nun tritt das Bohrorgan heraus, sticht dabei zuerst die spitzen Dornen in die Gewebe des Wirtstieres hinein und dann die Stacheln der beiden andern Kränze; dadurch gewinnt das Präcephalon einen Halt gegen die zurückdrängende Kraft des ausgeschossenen Rüssels.

Zirkularmuskeln, die Vejdovský und Rauther in der Hypodermis und den Darmzellen der geschlechtsreifen Individuen fanden, fehlen bei der Larve gänzlich. Ich hatte auch niemals eine Änderung der Körperform bei lebenden Larven gemerkt, die auf ihr Vorhandensein hätten schließen lassen können[1].

Quergestreifte Muskeln scheinen zu fehlen. Der dicke präcephale Muskelstrang ließ zwar eine Querstreifung vermuten, da aber eine Nachweisführung in keiner Weise gelingen wollte, so bleibt die Beantwortung dieser Frage offen.

Die drei longitudinalen Muskeln des Vorderkörpers (Präcephalon) nach Villot sind die Retractoren des Rüssels und die rechts und links von ihm liegenden sind die Retractoren des Bohrorgans.

Restmesenchymzellen. Als Reste der in der Leibeshöhle in reicher Zahl auftretenden Mesenchymzellen, bleiben einige Zellen noch am physiologischen Hinterende zurück. Schon Villot (1874) fielen sie auf, besser werden sie von Tretjakow (1901) und Montgomery (1904) beschrieben. Sie besitzen große Zellkerne (Fig. 26) und nehmen den Raum vom Blastoporus bis zum Ende des "head-trunk" ein. Ihre Zahl ist nicht

[1] Bei Larven, die mit Zenker-Wasser fixiert waren, beobachtete ich oft eine eigentümliche Verengerung des Körpers in der Gegend des dritten Stachelkranzes. Es schien, als rühre sie von einem Sphincter her. Ich zweifle aber, daß ein solcher wirklich vorkommt.

festzustellen; eine auffallende Anordnung, sowie Zellgrenzen fehlen ihnen. Das Plasma ist hyalin (Fig. 26).

Darmsack. Dieses Organ hat auch viele Wandlungen in der Literatur erfahren. Bei der gewöhnlichen Definition des Darmkanals, als nutritorischen Organes, war es älteren Forschern ganz selbstverständlich, daß ein Darmkanal einen offenen Anfang und ein offenes Ende haben müsse. Villot sah (1874) gewiß das abgerundete Ende des Darmsackes unterhalb der Drüse, hatte aber diese Tatsache, in Unkenntnis ihrer Primärentwicklung, nicht berücksichtigt; denn dieses Organ kann nur nach Erfassung seiner Ontogenie entsprechende Würdigung erfahren.

Der Blastoporus ist verschlossen und steht durch einen soliden, cuticularen Stil mit dem Darmsacke im Zusammenhang (Fig. 24, 30). Im endgültig herausgebildeten Zustande setzt sich der Darm aus wenigen, mit körnigem Plasma erfüllten Zellen zusammen, in welchen je ein großer, nach Hämatoxylinfärbungen schöne Strukturen zeigender Kern auftritt (Fig. 29). In der Nähe des Urmundes werden die Zellen kleiner; dafür aber ragen zwei Zellen am Ende des Darmes durch ihre Größe hervor. In ihrer Nähe sieht man zur Zeit, wo die Globulen noch fehlen, eine Menge kleiner Körnchen, die umgewandelte Mesenchymzellen sind (Fig. 33 *Mes*); sie werden von diesen »Polzellen« des Darmes aufgenommen und im Darm zu einer mit Hämatoxylinen schwarzblau färbbaren Flüssigkeit umgewandelt, die in Vereinigung mit dem rückgebildeten Anfangsteil des Darmes zwei fettigglänzende Kügelchen ergeben (Fig. 30 *Glob*). Diese treten erst auf, nachdem die Stilette braun geworden sind und die Larve die Kraft besitzt das Eichorion zu durchbrechen. Montgomery (1904) hält die Globulen für Excretionskörperchen, schreibt somit dem Darm die Funktion einer Speicherniere zu; Tretjakow (1901) sieht die Umbildung des Darmes und faßt das Wesen der beiden Darmkörperchen als Reservenahrung für die späteren Entwicklungsvorgänge auf.

Diese Globulen werden wohl die Ursache für Schepotieffs (1907) Annahme einer so frühzeitigen, auf keine Weise begründeten Gonadenanwesenheit gewesen sein, die nach dem genannten Autor entweder unpaarig oder paarig angelegt werden sollen. »Sowohl die unpaarige dorsale Blase als auch die paarigen seitlichen bestehen aus einer Hülle und einer inneren gallertartigen, sich stets sehr schwach färbenden, vollständig homogenen Masse.« Schepotieff (1907, S. 237). Die Globulen färben sich aber nur mit Anilinfarben in dieser angegebenen Art.

Braune Drüse (*br.Dr*). Villot sah 1874 als erster dieses larvale

Organ und stellte die Zahl der es aufbauenden Zellen fest. Er sieht in ihm vielleicht eine Speicheldrüse, da er seine Einmündung in die Speiseröhre zeichnet und beschreibt. Im Jahre 1894 beschrieb VEJDOVSKÝ ein reduziertes, drüsiges Organ am Vorderende der parasitischen Entwicklungsstadien, dem er auf Grund seiner braunen Farbe, den Namen »braune Drüse« gab. Er schließt aus seiner Funktionslosigkeit auf seine larvale Tätigkeit, gedenkt aber dabei nicht mit einem Worte der Zeichnung VILLOTS darüber. TRETJAKOW (1901) und MONTGOMERY (1904) sahen es auch; SCHEPOTIEFF entging es, jedoch geht man nicht fehl, wenn man den von ihm den Larven beigelegten Oesophagus als die braune Drüse ansieht.

Bei den Larven zeigt dieses Organelement keine braune Farbe. Seine Funktion ist eine excretorische; man merkt oft beim Auskriechen der Larven im Hohlraum des Chorion gelbe, fettglänzende Körnchen, die aus der braunen Drüse stammen. Die drüsige Natur dieses Organes ist deutlich zutage tretend und an den großen, mit körnigem Plasma erfüllten Zellen erkennbar. Die Kerne sind kugelrund und durch ihre Größe auffallend. Ein Lumen kommt der Drüse nicht zu.

Die sie aufbauenden Zellen sind je nach dem Entwicklungsgrade verschieden gestaltet; ebenso wechselt ihre Größe. Kurz bevor sie ihre definitive Gestalt erreicht hat, sind ihre Zellen durch den gegenseitigen Kontakt an den Berührungsstellen abgeplattet. Zwischen ihnen tritt eine leicht sichtbare Grenze auf, die wie ein von ihrem unteren Ende verlaufender Gang aussieht (Fig. 24). MONTGOMERY (1904) zeichnet diese Grenzlinie irrtümlicherweise als den Ausführungsgang, wobei die Retractoren des Bohrorganes ihm dessen Fortsetzung innerhalb des Präcephalons vortäuschten. Das eigentliche, die Rüsselretractoren in Form eines gleichmäßigen Lumens, durchsetzende Ausleitungsrohr sah dieser Autor nicht.

Die endliche Gestalt der braunen Drüse ist eine längliche, am unteren Ende abgeflachte oder zugespitzte. Sie grenzt entweder eng an den Darm an, oder zieht sich oft auch neben ihm recht weit in die primäre Leibeshöhle hinein.

Leibeshöhle. Diese ist aus dem Blastocöl entstanden und ist als primär zu bezeichnen; daher fehlt jede peritoneale Auskleidung derselben. Sie ist nicht mit Zellen angefüllt. Mesenterien sind nicht vorhanden.

Ein Anus sowie Excretionsorgane fehlen den Larven. Die von SCHEPOTIEFF (1907) beschriebenen, paarigen Excretionsorgane sind mir unbekannt geblieben.

Rück- und Ausblicke.

Nach Kenntnis des in den voraufgehenden Kapiteln gebrachten Materials von Beobachtungen, könnte man den Versuch machen, die fraglichen Zwischenstadien, die zwischen der Larve und dem geschlechtsreifen Wurm zu erwarten sind, zu konstruieren. So, wäre man geneigt zu glauben, würde die vorhandene Lücke ausgefüllt werden können. Jedoch ist bald festzustellen, welch ein gewagter Schritt dies wäre und welche phantastische Kombinationskraft dazu notwendig ist. Ich will daher davon gänzlich absehen, möchte mir aber nicht versagen, die vielen Fragen zu besprechen, die sich jedem, der die Larvenorganisation kennt, bei der Vergleichung dieser mit der der geschlechtsreifen Tiere infolge der fehlenden Kenntnis der Zwischenstadien, aufdrängen müssen.

Von der Larve geht, wie aus VEJDOVSKÝS Abbildungen (1894) Taf. XXVII, Fig. 9, 10, 11 und 17 und seinem Texte folgt, das ganze Präcephalon zugrunde. Darauf haben schon vor ihm v. LINSTOW und CAMERANO aufmerksam gemacht, die an parasitischen Würmern einen zurückgebildeten »Rüssel« (-Präcephalon) fanden. Dabei könnte man fragen, ob nicht das Septum die Grenze zwischen dem persistierenden und dem rückzubildenden Larvenkörperteile darstellt. Eine Möglichkeit, daß dieser Fall eintritt, ist nicht ausgeschlossen und dann hätte das Septum einen großen, phylogenetischen Wert, der ihm auch von MONTGOMERY (1904) zugeschrieben wird; dieser Autor sagt ausdrücklich, daß das Diaphragma zur Kalotte des Wurmes wird. Die genauere Betrachtung der oben zitierten Abbildungen VEJDOVSKÝS belehrt uns, daß es ein Irrtum wäre, wenn man sich diesem Gedanken hingeben wollte. Aus diesen Figuren folgt, daß ein viel größerer Teil der Larve zugrunde geht als man aus MONTGOMERYS Worten folgern müßte und daß die Kalotte des Wurmes viel weiter hinter dem Dissepimente auftritt und daher nicht nur der Einbohrungsapparat verloren geht, sondern auch ein Teil des Kopfrumpfes. Infolgedessen bekommt das Septum nur den interimistischen Wert einer Anheftungswand für die starken Retractoren des Bohrapparates und die Rüsselretractoren, welche Wand noch in älteren Stadien anzutreffen ist.

Ein Vergleich der Abbildungen 9 und 17 aus VEJDOVSKÝS (1894) Taf. XXVII ergibt, daß schließlich das Präcephalon ganz collabiert und der Ausführungsgang der braunen Drüse an dem nun vorn stehenden Septum ausmündet; aber dann ist das Septum natürlich noch immer nicht die Kalotte. Wir werden also notwendigerweise gezwungen,

dem Septum eine phylogenetische Wertung abzusprechen, wenngleich seine eigenartige, ontogenetisch frühzeitige Entstehungsweise, diese in außerordentlicher Weise beanspruchen würde. Die frühe Entstehung könnte man aber eher dem phylogenetisch hohen Alter der Nematomorphen auf die Rechnung setzen, das gewiß daran Schuld trägt, daß die Verwandtschaftsbeziehungen mit den nächsten Tierordnungen bis zur Unkenntlichkeit verwischt sind.

Eines dürfen wir aber dabei nicht vergessen, nämlich die Bildung des Septums aus einem Ringwulste der proboscidalen Invagination. Wäre man also geneigt vom Dissepimente bei Feststellung der verwandtschaftlichen Beziehungen zu abstrahieren, so darf man nie die, für die Entwicklungsgeschichte der *Gordius*-Larve gewiß auffallendste Erscheinung, nämlich die frühzeitige Enstehung der Einstülpung des Bohrorgans ganz außer Acht lassen; denn gerade sowie man bei Mollusken-Larven dem genetisch frühzeitigen Auftreten der Schalendrüse bei ihrer Entwicklung die entsprechende Aufmerksamkeit schenken muß, so darf man auch dieses Charakteristikum der Nematomorphen-Entwicklung nicht außer Acht lassen.

Die Fig. 9 und 10 der oben zitierten Arbeit zeigen weiter, wie schon oben erwähnt wurde, einen Gang von der Kalotte des Wurmkörpers bis zum Septum ziehend, also einen postseptal gelegenen. Dieser kann nichts andres sein, als der postseptale Teil des Ansführungsganges der »braunen Drüse«, der aber hier außerordentlich lang ist. An der Kalotte mündet der Mund aus, der Oesophagus also in den eben beschriebenen Ausführungsgang der jetzt lappig veränderten braunen Drüse, die übrigens früher selbständig ausmündete und nicht mit dem Darme in Verbindung stand, die sie jetzt in offenkundiger Art zeigt. Diese Dinge komplizieren sich aber noch mehr, wenn wir bedenken, daß eigentlich die Larve zwei Vorderenden besaß, ein physiologisches, durch den Rüssel, und ein ontogenetisch-anatomisches, durch die Stelle des Blastoporus gekennzeichnetes. Daß wir nun den Mund an dem physiologischen Vorderende, also eigentlich am anatomischen Hinterende, antreffen, das ist wohl die größte Auffälligkeit, die aus der Vergleichung der Larvenorganisation mit der der geschlechtsreifen Tiere resultiert.

Es ist klar, daß Tretjakows Befund eines Durchbrechens des Urdarmes am entgegengesetzten Pole noch in der Zeit der Primärentwicklung, dem Urmund gegenüber, von mir auf das Eingehendste nachgeprüft wurde. Die nachträgliche Öffnung des Urdarmes am morphologischen Hinterende des Keimes wäre nämlich für die Auf-

klärung der systematischen Stellung der Nematomorpha von der größten Bedeutung; niemand wird zweifeln, daß sie darnach typische Deuterostomia (Grobben) wären und die enterozoelartige Bildung der braunen Drüse aus einem Urdarmdivertikel wäre ganz verständlich; das Bohrorgan wäre eine frühzeitig selbständig entstehende, ectodermale Pharynxbildung (analog dem ausstülpbaren Pharynx der Raubanneliden), die durch Funktionswechsel zum hinfälligen Präcephalon wurde. Und tatsächlich findet man bei unzweckmäßigen Vergrößerungen das ermutigende Faktum, daß sich der Urdarm noch vor der Abfaltung der braunen Drüse nach vorn öffnet. Dies erwies sich aber immer als ein Irrtum, sobald stärkervergrößernde Objektive angewendet wurden. Als unleugbare Tatsache ließ sich aber feststellen, daß die braune Drüse sehr frühzeitig, immer aber erst nach der Abschnürung vom Archenteron, durch den Rüssel nach außen mündet. Dabei kann man dieser nachträglichen Öffnung des Urdarmdivertikels nach Außen nicht die Bedeutung eines Stomodäums zuschreiben. Wie sehr aber Tretjakow überzeugt war, daß er in den Nematomorpha Deuterostomia vor sich habe, beweist seine Bezeichnung des Blastoporus mit dem Namen Anus (dabei hat er sich aber nicht mit Sicherheit über den Deuterostomier-Typus ausgesprochen), obwohl er dessen Entstehung richtig erkannt hatte. Auch Montgomery (1904) drückt sich über diese eigentümlichen Verhältnisse ähnlich aus; er nimmt eine entodermale Bildung des bleibenden Mundes aus dem Urdarm an, der bei den weiteren entwicklungsgeschichtlichen Prozessen nach vorn (d. h. nach dem anatomischen Hinterende der Larve zu) durchbricht. Nach ihm wären also die Nematomorpha keine typischen Deuterostomia, obwohl sie infolge dieser eigentümlichen Stomodäumbildung nicht mehr mit berechtigter Entschiedenheit zu den Protostomiern zu stellen wären, bei welchem der Urmund zum bleibenden Munde wird.

Die Annahme einer Rotation, nach welcher das Prostoma am vorderen Pol des Wurmes, das ist an die sich innerhalb des "head-trunk" bildende Kalotte, rücken soll, hat wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Man sieht zwar, wie sich der Kopfrumpf von einer bedeutenden zu einer geringeren Länge umbildet, daß der Blastoporus von seiner terminalen Lage ventralwärts rückt und daß die Kalotte daher in ziemlicher Nähe des Blastoporus entsteht; jedoch überzeugen uns die Abbildungen 99 und 100 der Taf. XXIX aus der Arbeit Vejdovskýs (1894), daß der Enddarm der vorgerückten Stadien nicht zellig, sondern cuticular ist und daher wird uns der Gedanke nahe gelegt, daß der Enddarm aus dem ursprünglichen Stiel, der die Stelle des Urmundes

mit dem Darmsacke verbindet, hervorgegangen sein kann, weil übrigens der Oesophagus der von Vejdovský untersuchten Entwicklungsstadien nicht cuticular, sondern zellig ist.

Montgomerys Ansicht von einer entodermalen Stomodäumbildung hat zwar nicht den Hintergrund einer wirklichen Tatsache für sich und ich kann daher die von ihm beschriebenen Entwicklungsprozesse nicht als tatsächlich eintretend hinstellen; ich will aber konstatiert haben, daß sie sehr plausibel sind und daß sie durchaus nicht im Widerspruche mit Vejdowskýs Befunden stehen. Als Bekräftigung füge ich noch hinzu, daß eigentlich schon bei den Larven die physiologische Funktion des Darmsackes nicht derjenigen entspricht, wie wir sie nach seiner Morphologie verlangen sollten, denn es fungiert hier das Ende des Darmsackes gerade so, als ob dort der Anfang wäre, indem die Zellen des Darmendes eine absorbierende Tätigkeit ausüben. Sie nehmen die umgebildeten Mesenchymzellen auf, die im Darme zu den Globulen werden. Es ist daher sehr möglich, daß diese lokale Änderung der Aufnahmetätigkeit des Darmes dauernd bleibt und die gänzlich umgekehrte Physiologie des larvalen Darmes beim Darmtractus adulter Tiere erhalten bleibt.

Früher erwähnte ich, daß ein postseptaler Gang an den Abbildungen 9 und 10 der Vejdovskýschen Arbeit zu sehen ist. Ich bezeichnete ihn als den Ausführungsgang der braunen Drüse, obwohl zweifelsohne der Oesophagus in ihn einmündet und dieser Gang daher hier nur als Verlängerung des Darmrohres durch den zurückgebildeten Teil des Kopfrumpfes betrachtet werden muß, der den Zweck hat den Mund mit der Außenwelt durch den organlosen Raum zu verbinden. Hier müssen wir zur Illustrierung der Schwierigkeit des Verständnisses eines entodermalen Bildungsmodus des Stomodäums noch erwähnen, daß die braune Drüse nach Vejdovský (s. Taf. XXVII, Fig. 14 und 15) in den Oesophagus einmündet, während sie bei Larven nach ihrer Abtrennung vom Archenteron, nie mit dem Darmsacke im Zusammenhange war. Trotzdem versichert Vejdovský, daß sie in den Oesophagus einmündet[1]. Daß der bleibende Mund an der Kalotte entsteht, ist ganz verständlich, daß er aber genau an den Ausführungsgang der braunen Drüse anschließt und letztere dadurch ihre selbständige Kommunikation mit der Außenwelt verliert, ist wieder ein Faktum, daß durch bloßes Nachdenken nicht befriedigend verstanden werden kann. Ja noch mehr, die braune Drüse muß ihre Funktion geändert haben; denn es ist zweifellos, daß sie in der gelappten Art, wie sie

---

[1] Vejdovský, 1894, S. 648: »Ich glaube daher nachgewiesen zu haben, daß die besprochene Drüse direkt in die Speiseröhre einmündet.«

Vejdovský beschrieb, und mit ihrem braunen Secrete, das in die Speiseröhre ergossen wird, eine andre Arbeit zu verrichten hat und darin nicht der larvalen Form gleichgesetzt werden kann. Auch läßt die Abbildung 16 auf Vejdovskýs Taf. XXVII den Schluß zu, daß sie bei den Larven nicht die Höhe ihrer Leistung erreicht hat, was übrigens schon aus ihrem Namen erhellt; denn ein braunes Secret trifft man in ihr bei Larven nie an.

Diese Verhältnisse können nur dann zur Genüge erklärt werden, wenn man den Bildungsmodus der Kalotte innerhalb des Kopfrumpfes der Larve gesehen hätte, die ich trotz der genauesten Untersuchung in keinem Falle, auch nicht in der geringsten Andeutung, vorgezeichnet gefunden habe.

Eine sehr bedeutsame und für die systematische Einreihung der Nematomorphen nach ontogenetischen Forschungen vielleicht auch zu beachtende Tatsache, ist das Vorkommen zweier Nahrungskörperchen im Darme der Larve. Ihre nutritive Bedeutung glaube ich aus ihrer Bildungsart aus dem Anfangsteile des Darmes und den aufgenommenen Mesenchymzellen schließen zu können. Ihre Notwendigkeit wird aus dem Wirtswechsel der Larve erklärlich und ist es nicht erwiesen, ob die mißlungenen Versuche über Infektionen von Wirtstieren nicht auf die Verwendung von Larven zurückzuführen ist, denen diese Nahrungskörperchen fehlten und die infolgedessen zu grunde gehen mußten.

Auf der Suche nach ähnlichen Gebilden innerhalb des großen Tierreiches wird man bald einsehen, daß ein Homologon zu diesem Körperchen nirgends auftritt. Aber auch eine Zurückführung auf ähnliche (analoge) Gebilde gelang mir nicht. Wir müssen daher diese Globulen als Corpora unica auffassen.

Wir gelangen nun zur Frage über die Entstehungsweise des Parenchyms, jenes für die adulten Würmer so eigentümlichen Gewebes, über das so viel gestritten wurde. Seine nutritorische Bedeutung bei der Bildung der Geschlechtsprodukte steht fest, seine Bildung aus dem Peritoneum der Leibeshöhle beschrieb Vejdovský (1894), die er an parasitischen Stadien beobachten konnte. Daher ist die neue Verwirrung, die Schepotieff (1907) in diese Frage hineingetragen hat (nach ihm entsteht das »Zellgewebe« aus den Mesenchymzellen zwischen den Organen der Larve) um so unangebrachter, als sich der betreffende Autor über seine Ansicht bezüglich der Leibeshöhlen adulter Tiere in keiner Hinsicht äußert. Denn besteht die Annahme Vejdovskýs zu Recht (und im Hinblick auf seine Bilder kann man daran nicht zweifeln),

daß das Leibeshöhlenperitoneum die Parenchymzellen proliferiert, dann liegt das Zellgewebe im sekundären Cölom. Die Restmesenchymzellen am anatomischen Vorderende der Larve können aber 1) entweder nur den peritonealen Zellbelag der Leibeshöhle oder 2) durch fortgesetzte Teilungen das Parenchym liefern, das in der Mitte durch Auseinanderweichen der Zellen die Gonocöle entstehen läßt. Im zweiten Falle liegt also das Parenchym im Blastocöl. Hier aber schiebt sich auch die Frage über die Entstehung der Muskelzellen geschlechtsreifer Saitenwürmer ein. Vor allem könnte es als sehr plausibel erscheinen, daß die longitudinalen Muskelzellen der Larve eine Vermehrung erfahren und sodann auf die von Vejdovský (1894) gesehene Art in die definitive Muskulatur übergehen. Jedoch werden wir uns bald dieser Ansicht kritisch gegenüberstellen müssen, wenn wir uns mit Rauthers (1905) Kapitel über die Muskulatur, S. 30, vertraut gemacht haben. Auf Seite 34 finden wir folgenden Schluß: »Diese Befunde sind um so weniger auffallend, als schon von Villot (1891, S. 361) betont worden ist, daß die Längenmuskulatur (und natürlich ebenso die übrige) aus den peripheren Zellen eines das Blastocöl verdrängenden und erfüllenden mesodermalen Gewebes ihren Ursprung nimmt.« Mithin müßte mit der unter 2) angeführten Möglichkeit das richtige getroffen sein und die Muskeln der Gordiiden sind entweder zweierlei zeitlich getrennten Ursprunges (primäres Mesenchym, Restmesenchym) oder die larvalen Längsmuskeln werden resorbiert (wohl während des noch fraglichen Cystenlebens) und durch neue ersetzt.

Berechtigter könnte übrigens das nutritive Mesenchym der *Gordius*-embryonen, seinem Aussehen nach, dem verzweigten protoplasmatischen Gerüste zwischen den Organen der Plathyhelminthen in die Nähe gestellt werden; da sie jedoch funktionell nicht übereinstimmen, so kann von einer nützlichen Durchführung des Vergleiches nicht die Rede sein.

In den nachfolgenden Zeilen sollen verschiedene Organsysteme der Nematomorphenlarven mittels der Methode der vergleichenden Ontogenie mit funktionell gleichwertigen Organen verwandter Ahnenreihen verglichen werden; wir wollen prüfen, ob und wo sich wahre Homologien finden lassen; denn diese können nur nach Kenntnis der Keimesgeschichte zweier Organe einwandfrei erkannt werden. Rauthers (1905) vergleichendem Abschnitte fehlt die Zugrundelegung der Definition der Homologie; er ist aber derart umfassend und übersichtlich ausgeführt, daß ihm ungeteiltes Interesse zukommt, obwohl man es vorläufig dahingestellt sein lassen kann, inwieweit die von ihm ver-

glichenen Organe, ohne Kenntnis ihrer Entstehungsgeschichte, wahre Homologien erkennen lassen. Zwar räumt er seinem Vorgange, durch histologische Vergleiche die phylogenetischen Beziehungen zu ergründen, keinen allgemeinen Wert zu, meint aber, daß dieser Vorgang in Zweifelsfällen ein »sicheres Kriterium« abzugeben vermag, da der histologische Typus einer Tierordnung auf seiner phylogenetischen Entstehung basiert und der Kampf ums Dasein die nahen Beziehungen auch in dieser Hinsicht nicht vollständig hat verwischen können. Daß man aber gerade hier bei den Nematomorphen, einer durch langen Parasitismus ganz veränderten Tiergruppe, mit größter Vorsicht hätte zu Werke gehen sollen, das soll nur nebenbei erwähnt werden. Ich meine nun, daß, solange der völlige Entwicklungscyclus einer Tierordnung in seinen Details nicht bekannt ist, man von einer Homologie jener Organe nie sprechen darf, die den adulten Tieren zukommen.

Ich gehe daher allen unberechtigten Vergleichen aus dem Wege und will nur jene organologischen Befunde zum Versuche einer Feststellung der Blutsverwandtschaft herbeiziehen, die bei der Larve angelegt sind, wie sie also in jenem Entwicklungszustand auftreten, der den Embryo befähigt ein parasitisches Leben zu beginnen. Dabei glaube ich auch berechtigt zu sein, die prälarvalen Entwicklungsergebnisse mit in Erwägung zu ziehen, da diese uns oft zur sicheren Urteilsabgabe befähigen, wo die Ähnlichkeit zweier sonst parallel laufender Tiergruppen aufhören, wo sie also als systematisch selbständige Typen ihren Weg wandeln.

Ich hebe aber gleich hervor, daß es mir nicht gelingen kann nur auf Grund einer näheren Erkenntnis der Larvenorganisation den Nematomorphen eine Stellung im System anzuweisen; ich verweise nur auf die vielen offenen Fragen, die noch aus der Entwicklung zu beantworten sind. Aber, wenn man auch diese kennen wird, so weiß man immer nicht, welche Schwierigkeiten noch zu überwinden sein werden; denn das Verwandtschaftsproblem der Nematomorphen gehört nicht zu den leichten. Ich will mir daher nur angelegen sein lassen, durch Anführung der bis jetzt als richtig erkannten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen, Licht auf die bis dato bekannten Gegenüberstellungen zu werfen. Indessen kann ich auch hierin nicht den Anspruch auf Vollständigkeit erheben, sowohl was die Zahl der benutzten Arbeiten und Werke als auch was die Verwendung der in ihnen vorgebrachten Befunde anbetrifft; aber die Entwicklungsgeschichte der *Gordius*-Larven weist einige so markante und einzig dastehende Eigentümlichkeiten auf, daß diese schon hinreichen, um alle Vergleichs-

möglichkeiten mit jenen Tierordnungen zu unterbinden, mit denen sie bis jetzt für nächst verwandt gehalten wurden.

Vor allem drängt sich mir die Notwendigkeit auf, die Entwicklungsgeschichte der Anneliden einer vergleichenden Durchsicht zu unterziehen; gerade diese hatten in ihrer Organisationshöhe für Vejdovský und Max Rauther eine breite Grundlage für theoretische Betrachtungen abgegeben. Unter ihnen scheint tatsächlich die Species *Polygordius* Ähnlichkeiten im Bau des Nervensystems, der Haut, der Muskulatur und in recht wenigen Punkten des Cöloms und Genitalorganen mit *Gordius* aufzuweisen, Ähnlichkeiten, von denen wir noch nicht sagen können, ob sie Analogien oder Homologien sind. Rauther sah auch Samentrichter zwischen Hodenröhren und Samenleitern bei den Gordiaceen, was Švabenik mit Bestimmtheit zurückweist. Rauther sah sich daher veranlaßt die Samentrichter bei der Homologisierung der Organe nicht in Betracht zu ziehen; in den meisten andern Organen sieht er aber wahre Homologa.

Vejdovský, dem diese Tiere den Namen der Nematomorphen verdanken, sieht in der tatsächlich auftretenden Segmentation der Ovarien, sowie in den Körperhöhlen beider Tiere wahre Homologien mit den Anneliden, stellt infolgedessen hierin die Organisationsweite der Nematomorpha den Anneliden innächste Nähe. Wir werden uns kaum eines Mißgriffes schuldig machen, wenn wir Švabeniks (1908) Ansicht über diesen Gegenstand, auch die seines Lehrers Vejdovský akzeptieren und daher mit beiden Forschern die Annahme des Vorhandenseins eines »typischen Schizocöls« als die jetzt beste, nach genauer Berücksichtigung aller bisher vorliegenden Daten über die Kenntnis der Körperhöhlen aufgestellte, betrachten. Montgomerys Feststellung eines rein entodermalen Bildungsmodus der Mesenchymzellen bei *Paragordius* steht zwar dieser Vergleichung entgegen, obgleich hier das Endprodukt der Teilungen nicht Urmesodermzellen und Mesodermstreifen, sondern voneinander losgetrennte Zellen sind; jedoch könnte man mit Hinsicht auf die neuesten Forschungen, die erwiesen haben, daß rein entodermal nur die enterocölischen Cölombildungen sind, erwarten, daß auch bei *Paragordius* das Mesoderm nicht nur vom Entoblast, sondern auch vom Ectoblast produziert wird. Montgomery stützt zwar seine Behauptung damit, daß er nie senkrecht zur Oberfläche des Ectodermgewebes gerichtete Teilungsspindeln fand; jedoch sieht man bereits Mesenchymzellen im Blastocöl, um eine Zeit, da noch überhaupt kein Entoderm zu sehen ist. Und diese müssen daher unbedingt vom primären Keimblatte ihren Ursprung genommen haben. Gehört es doch zu den interessantesten und denk-

würdigsten Ergebnissen der modernen Celllineage-Forschung sicher nachgewiesen zu haben, daß selbst bei den Anneliden gewisse Quartette ectodermaler Herkunft an der Bildung des Mesoderms teilnehmen. Hier ragen besonders die Arbeiten englischer Forscher hervor, die exakt zeigen konnten, daß das zweite und dritte Micromerenquartett nach seinem komplizierten Teilungsvorgang stets vier Mesodermzellen ins Innere der Furchungshöhle entsenden, die das Bindegewebe und die larvale Muskulatur der Trochophora liefern. Es hat sonach das Ectomesoderm nur für die Trochophora eine Bedeutung und zerfällt nach seiner provisorischen Funktion. Wenn wir aber auch nicht genau sagen können, ob und welche Ectomesenchymzellen bei *Gordius* Muskeln, oder ob sie rein trophischer Natur sind und die Entomesenchymzellen die larvale Muskulatur zu bilden befähigt sind, so wird es sich hier vielleicht doch um ein Homologon handeln, sobald wir ein Schizocöl als einen Hohlraum innerhalb eines Ecto-Entomesodermgewebes bezeichnen.

Diese Art der Schizocölentstehung läßt sich aber, was ich gleich bemerke, in keine der von KORSCHELT-HEIDER (1910, S. 274) in ihrem Lehrbuche niedergelegten Typen einreihen.

Ich verzichte hier auf die ganz unberechtigte Annahme RAUTHERS (1905) einzugehen, daß höchstwahrscheinlich das Gonocöl bei den weiblichen Gordiiden »ontogenetisch und phylogenetisch als Ganzes durch eine Enterocölbildung entstanden ist«; den nur eine Enterocölbildung findet sich bei der Larve und dies ist die braune Drüse, die aber auch noch als larvales Organ resorbiert wird.

Die Versuche, Anknüpfungen (»Homologa«) zwischen dem Bauplane der nervösen Apparate der Gordiiden und denen der Archianneliden zu finden, förderten bedeutende positive Resultate, denen unbedingt Beachtung geschenkt werden muß, zutage. VEJDOVSKÝ beschäftigte sich mit diesem Thema eingehend und wies auf die Möglichkeit hin, den Bauchstrang von *Gordius* wegen seines unpaarigen Baues homolog einer Hälfte des Annelidenstrickleiternervensystems setzen zu können; er läßt es aber dahingestellt sein, ob »der ganze Bauchstrang von *Gordius* nur einem Ganglion oder der ganzen Ganglienkette der Annulaten und Arthropoden entspricht« (VEJDOVSKÝ, 1894, Organogenie der Gordiiden). Noch eingehender legt RAUTHER seinen Studien dieses Organ zu Grunde und findet nicht nur in seiner Gesamtanlage (hauptsächlich verlegt er den Schwerpunkt seiner weitgehenden Betrachtungen auf das Cerebralganglion), sondern auch im feineren Bau desselben zwischen beiden Tierordnungen eine prinzipielle

Gleichartigkeit; ja, er betrachtet auf S. 83 seiner Abhandlung den Ganglienzellenring der Gordiiden als ein in »durchaus altertümlicher Weise« auftretendes Cerebralganglion der Anneliden. Indem ich nun auf die gewiß zweizellreihige (also paarigen Bau) Anlage des Nervensystems bei *Gordius*-Larven und an dessen höchstwahrscheinliches Fortbestehen mit gleichzeitiger Fortentwicklung bis zum Bauchmark der adulten Individuen, sowie an die ganz gesonderte Anlage des Annelidencerebralganglions (Scheitelplatte der Trochophora), das demnach mit der nachträglich auftretenden Bauchstranganschwellung der Gordiiden nichts zu tun hat, hingewiesen habe, so denke ich damit genuggetan zu haben, um die Hinfälligkeit solcher Zusammenstellungen, der Anlage nach ganz differenter Organe beleuchtet zu haben.

Obgleich ich nun von einem phylogenetischen Zusammenhange der Archianneliden und Nematomorphen nicht sehr überzeugt bin, so kann ich nicht umhin, die große, vielleicht als Analogie zu betrachtende Gleichartigkeit gewisser Körperteile einzugestehen. Diese Tiere können aber auch zufällig im Laufe ihres phylogenetischen Hervorbildungsprozesses zu dieser auffälligen Gleichartigkeit gelangt sein. Eine Möglichkeit, daß sich die stammesgeschichtlichen Pfade irgendwie berührten, halte ich aber auch nicht für ausgeschlossen und dies um so mehr, als man die Gruppe der Nematomorphen, soweit sie unsrer Erkenntnis bis heute nahe gerückt wurden, als eine vollkommen aberrante betrachten müßte, die isolierter dasteht als die Acanthocephalen. Etwas, was ich den Gordiiden gern zugebe, ist die Metamerie der weiblichen Keimdrüsen; wie man aber diese wertschätzen soll, dies kann uns nur ihre Ontogenie lehren. So ergeht es uns auch mit allen andern Organen, die eine Ähnlichkeit mit den funktionell gleichen der Anneliden aufweisen.

Sind wir, wie aus dem Voraufgehenden folgt, bei der Vergleichung der Ähnlichkeiten des Cöloms und des Nervensystems auf unüberbrückbare Schwierigkeiten gestoßen, so werden diese Schwierigkeiten noch größer wenn wir uns überlegen, welche Differenzen die *Trochophora*, die nach Hatschek die gemeinsame Stamm- und Larvenform aller Anneliden ist, mit der *Gordius*-Larve zeigt. Man verzeihe mir im Vorhinein, daß ich wage, zwei so verschiedene Larven vergleichend zu betrachten. Mit welchen Organen der *Gordius*-Larven, ließen sich die Cilien der *Trochophora*, die Urmesodermstreifen, ihr bewimperter Darm, ihre umgeringelte kugelförmige Oberfläche, ihre frühzeitig angelegte Kopfniere, ihre hochentwickelte Scheitelplatte mit Fühlern, Augenflecken und Wimpergruben, die von ihr ausgehenden Nervenzüge, die

dorsalen und ventralen Längsmuskeln, welche das geräumige Blastocöl durchsetzen, ihre Ringmuskulatur unter den Wimperkränzen, die Darmmuskeln, gleichsetzen? Ich will, statt langer Gegenüberstellungen, zusammenfassend sagen: die *Gordius*-Larve mit hat der *Trochophora* nichts als die bilaterale Symmetrie gemein und diese ist nicht ausreichend, um den Schluß zuzulassen, daß jemals die beiden Larvenformen phylogenetisch gleichwertig waren. Es ist auch nicht anzunehmen, daß die verschiedene Lebensweise dieser beiden Larvenformen ihren äußeren und inneren Bau derart verändert hatten, daß nunmehr kein Organ bei beiden homolog ist.

Von großem Nutzen erscheint es mir auch auf die Plathelminthentheorie mit wenigen Worten einzugehen, die im Jahre 1903 von A. Lang, ihrem bedeutendsten Vertreter, in seiner ideenreichen Schrift »Beiträge zur Trophocöltheorie« durch Herbeitragung von vielem und wertvollem Meterial korrigiert und weiter ausgebaut wurde. (S. 68). Heute gewinnt diese Theorie durch neue, genauest ausgeführte Cell-lineage-Forschungen einen immer erfreulicheren Nährboden und immer zuversichtlicher glaubt man die Metamerie der Hirudineen von der Cyclometamerie der Cölenteraten (Ctenophoren) durch Vermittlung der Pseudometamerie der Turbellarien (*Gunda segmentata*) ableiten zu können. Die Archianneliden würden nach ihr nicht durch die *Trochophora* direkt an die *Trochosphaera aequatorialis* anschließen, sondern sich auf dem Wege über die Oligochaeten und Polychaeten gebildet haben; die Rotatorien wären mithin neotenische Annelidenabkömmlinge. Wie aber schon aus den Furchungsprozessen der Gordiideneier folgt, kann man die Nematomorphen auch in diese Entwicklungsreihe nicht setzen. Die wenigen Fälle der aberranten Furchungserscheinungen bei den Nematomorphen sind pathologisch und geben gar keine Anhaltspunkte für irgend einen Vergleich. Diese Zweifel werden durch die Art der Organbildung in hohem Maße bestärkt; denn bei den Gordiiden finden sich keine schon in den ersten Furchungsstadien genau gekennzeichnete Keimbezirke, die nur ganz gewisse Organe zu bilden imstande sind.

Jedoch kann vorläufig die Ansicht vorgebracht werden, daß die Ringeln der Gordiidenlarven ähnlich jenen der Hirudineen sind, insbesondere trägt auch die Metamerie der weiblichen Keimdrüsen den Charakter einer locomotorischen Segmentation (Pseudometamerie) an sich.

Wenden wir uns nun zur Kritik der, durch auffallende Wurmähnlichkeit verursachten, uralten mutmaßlichen Blutsverwandtschaft

der Nematoden mit den Gordiiden, indem wir ihr die ontogenetischen Verhältnisse unterbreiten. Sofort ist zu konstatieren, daß von der Art und Folge der Blastomerentwicklung ab bis zum vollständig herangebildeten Embryo die Nematomorphen nichts mit der wahrscheinlich stark abgekürzten, durch Rudimentation vieler Organkomplexe abgeänderten Entwicklung der Nematoden, gemein haben; es wäre denn, daß man in der totalen und bei den ersten Blastomeren etwas inäqualen Furchung beider Formenkreise, genügenden Anlaß zu ihrer Nahestellung sieht. Die Arbeiten über die Embryonalentwicklung von *Ascaris megalocephala*, *Rabditis nigrovenosa* und *Cucullanus elegans* bekräftigen Rauthers Worte hinreichend: »Ich sehe indessen nicht ein, welche »gewisse Übereinstimmung« bei einem etwas subtileren Vergleiche zwischen Gordiiden und irgendwelchen Nematoden noch übrig bleibt, außer etwa, daß beide ‚lange, dünne Würmer' sind.« Wie sich die Organisation der adulten Individuen verhalten mag, ob die Haut, der Muskelschlauch, die Gonaden usw. im weiteren oder im näheren Sinne analog sind und ob die Organisation im allgemeinen als nahe verwandt anzusehen ist, das hat doch in erster Linie ihre Ontogenie zu entscheiden; sie hat uns zu zeigen, ob die charakteristischen Besonderheiten zweier Tiergruppen in ihrer Entstehung einander genug ähnlich sind, um die Formenverwandtschaft zu rechtfertigen. Und gerade dieser wichtigste Punkt liefert hier entschieden negative Resultate.

N. Th. Meyer (1913) findet, daß das Dreierstadium der sich furchenden Eizelle dem gleichen Entwicklungsstadium von *Ascaris* ähnlich ist. (Auch F. Hempelmann erwähnt dies im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. VII, S. 197). Hier wäre aber zu sagen, daß es aberrante Dreierstadien auch bei Eiern vieler andrer Tiere gibt, nicht nur bei *Gordius*. Für die Furchung der *Ascaris*-Eier ist aber nicht dieses Stadium das typische, sondern jenes, wo sich die vier Blastomeren in Form eines T anordnen. In dieser Art aber treten die Furchungskugeln bei *Gordius* nie zusammen auf, daher heißt es in meiner vorläufigen Mitteilung S. 33: »Die darauffolgenden Furchungskugeln gruppieren sich nie in der für *Ascaris* typischen Weise« (Zoolog. Anz. Bd. XVII, Nr. 1).

Einen verhältnismäßig breiteren Raum müssen wir der schon auf Bütschli (1876, S. 397) zurückgehenden Vergleichführung der *Gordius*-Larven mit den Echinoderiden, beimessen. Die habituelle Ähnlichkeit ist im großen so übereinstimmend, daß ich mich geradezu zwang irgendwelche, selbst wesentliche bei *Gordius*-Larven ontogenetisch ver-

folgte Merkmale auf »Homologa« der Echinoderen zurückzuführen, wobei ich mir viele Abweichungen biologisch oder phylogenetisch zu erklären suchte, um ja nicht die Nematomorphenlarven so isolieren zu müssen, und trotzdem gelang es mir vorläufig nicht tatsächlich homologe Organe zwischen diesen beiden Ordnungen zu finden. Von wesentlicher Bedeutung hierbei ist unsre Unkentnnis der Echinoderenentwicklung, insbesondere der ersten Stadien, wo unbedingt eine gleiche ectodermale Invagination, dem Urmund gegenüber, entstehen müßte, wenn beide Ordnungen in die nächste Nähe zu stellen wären, oder wenn »die Echinoderiden den Ahnen der recenten Gordiaceen sehr nahe stehen« (Schepotieff 1907, S. 238). Wenn aber auch letzteres der Fall wäre, so darf man nie daraus, daß die Echinoderiden zu den Nematoden Beziehungen aufweisen, auf »eine gewisse Übereinstimmung zwischen deren [Gordiaceen] Organisation und der der Nematoden« schließen (Schepotieff 1907).

Einen Verteidiger hat diese verfehlte oder wenigstens verfrühte Theorie in Max Rauther (1908) gefunden. Insbesondere glaubt dieser Autor das Präsoma der *Gordius*-Larve (»Rüssel«) mit dem Vorderkörper der Echinoderiden homologisieren zu können, obwohl jenes bald zugrunde geht, dieser aber persistiert, da »zahllose Beispiele zeigen, daß homologe Organe hier nach kurzer Funktionsdauer im Larvenleben bei der Metamorphose zugrunde gehen, dort aber zeitlebens bestehen bleiben können.« Würde man wirklich beide »Vorderkörper« gleichwertig setzen können, so wäre dann unbedingt notwendig beide Tierformen von einer gemeinsamen Urform abzuleiten (Zelinka, 1908, S. 646), die als einen Zweig die *Gordius*-Larve, welche sich später zu einem ihr in aller Hinsicht unähnlichem Wurme umwandelte, als einen andern aber die Echinoderen abgab. Aber auch das ist unrichtig. Denn wenn man auch den Rüssel der *Gordius*-Larven aus seiner Bohrfunktion erklärt, ebenso die bei keinem Echinoderiden auftretenden, chitinisierten Stilette (die komplizierte präcephale Muskulatur der *Gordius*-Larve wäre eine nachträgliche, durch die Bohrarbeit bedingte Neuerwerbung), wenn man weiter vom Septum absieht und dessen stammesgeschichtlichen Wert anzweifelt (wozu ich sehr geneigt wäre) und die bei den Echinoderen in so deutlicher Weise auftretende locomotorische Segmentierung, mit ihren streng metameren Längs- und dorsoventralen Muskeln sowie die ausgesprochen hoch spezialisierte Panzerung nicht in Betracht zieht (vergleichen wir dann noch *Gordius*-Larven mit Echinoderen?), so müßte vor allem gezeigt werden, daß der Vorderleib der Echinoderen als eine selbständige, gegenüber dem

Prostoma frühzeitig auftretende Invagination erscheint. Es wäre nachzuweisen, daß sich die erste, an der Blastula auftretende Einstülpung, zum Urdarm entwickelt (von der entodermalen enterocölischen Drüse sehen wir auch ab). Wenn dies aber der Fall ist, dann sind die Echinoderen typische Deuterostomier (GROBBEN), welche Vermutung noch kein Autor ausgesprochen hat. Das ist eben der große Unterschied zwischen den beiden »Vorderleibern« der besprochenen Tierordnungen, daß der »Rüssel« (Präcephalon) der Gordiiden am morphologisch ontogenetischen Hinterende auftritt (daher nur ein physiologischer Vorderleib ist), der Hals der Echinoderen aber wohl höchstwahrscheinlich an der Stelle des Urmundes entsteht. Es muß gezeigt werden, daß die Echinoderen zwei Vorderenden in ihrer Entwicklung haben: ein anatomisches und ein physiologisches; nur dann kann an eine Homologisierung irgendwelcher Teile der beiden Körper gedacht werden.

Ich glaube nicht, daß MAX RAUTHER von einer wirklichen Gleichstellung der Echinoderen und *Gordius*-Larven sehr überzeugt war, da er in seinem Literaturverzeichnis im Jahre 1908 die Arbeit MONTGOMERYS anführt; auch halte ich seine Anicht, daß die Echinoderen neotenische Nematomorphenlarven sind, für voreilig. Daß er aber damit das richtige getroffen hat, indem er der *Gordius*-Larve eine Rekapitulation ihrer phylogenetischen Eltern abspricht, daran wird kaum zu zweifeln sein. Nie aber können die Echinoderiden als »larvoide Formen« durch eine gemeinsame Stammform mit den Nematomorpha verbunden werden; ihre hohe Spezialisierung spricht ein Machtwort dagegen. Jedoch scheint RAUTHER folgender Umstand zu seiner Ansicht verleitet zu haben. Im Jahre 1891 nämlich hatte sich ZELINKA, während einer Diskussion seines Vortrages bei einer Sitzung der deutschen zoologischen Gesellschaft, über die phylogenetische Stellung der Echinoderen befragt, in der Weise ausgedrückt, daß ihnen ein Platz an einem Zweige jener *Trochophora* anzuweisen sei, die mit einem Nematodenpharynx ausgezeichnet war. Diese durch die Ontogenie der Echinoderen noch nicht bestätigte Ansicht, an deren Richtigkeit mit Rückblick auf die Anatomie der adulten Tiere nicht gezweifelt werden kann, hat vielleicht RAUTHER zu dieser bestrittenen Ähnlichkeitsannahme veranlaßt. Da er nämlich von dem phylogenetischen Entwicklungsgang Scyphozoen-Gordiiden-Anneliden überzeugt war und nach ZELINKA die Echinoderiden aus der Annelidentrochophora mit Nematodenpharynx ihren Ursprung nahmen, so stimmte dies alles zugunsten der MAX RAUTHERschen Theorie und die

Gordiiden mußten also zwischen Echinoderen und Anneliden plaziert werden; was aber ganz verfehlt wäre.

Aber auch den »Endstacheln« der *Gordius*-Larven und der Echinoderen muß eine Homologisierung abgesprochen werden. Es ist zwar sehr auffällig aber von keinem phylogenetischen Werte, daß in der Ontogenie der Gordiiden eine »acerke« Entwicklungsform, einer »monocerken« Platz macht und daß bei *G. tolosanus* (der phylogenetisch älteren Form?) Bicerkie anzutreffen ist. Dies würde mit dem phylogenetischen Entwicklungsgang der Echinoderenendstacheln übereinstimmen, die nach ZELINKA einen gleichen Verlauf nehmen; dieser Forscher zweifelt an einer cänogenetischen Veränderung dieses Entwicklungspfades und stützt seine Behauptung auf die gleichen Lebensbedingungen der geschlechtsreifen und der jungen Tiere; alles zugunsten einer Gleichstellung dieser Organe. Leider wird man auch von diesem Gedanken schmerzlich Abschied nehmen müssen, sobald man sich erinnert hat, daß die Endstacheln der Echinoderiden tatsächlich als solche angesprochen werden können, daß hingegen die der *Gordius*-Larven Kopfstacheln sind.

Man wird daher gewiß nicht fehl gehen, wenn man die weitere Ergründung der angeblichen Verwandtschaft zwischen *Gordius*-Larven und Echinoderen bis auf jenen Zeitpunkt verschiebt, wo man etwas Genaueres über die Entwicklung der letzteren erfährt.

Zusammenfassung.

Bevor ich schließe hebe ich noch einmal hervor, was uns für spätere phylogenetische Studien über die Nematomorphen wichtig erscheint[1].

1) Durch totale und adäquale Furchung des Eies entsteht bei *Gordius aquaticus* eine achtzellige Blastula, die keinen Unterschied der Größe der Blastomeren aufweist (Micro- und Macromeren). Der innere Hohlraum bildet sich zum Blastocöl aus.

2) Die Gastrula ist eine embolische und läßt einen englumigen Urdarm erblicken; der Entoblast lehnt sich nie an den Ectoblast an.

3) Das Mesoderm ist ein Ecto- und Entomesenchym, das nie nach Annelidenart in zusammenhängenden Massen entsteht.

4) Die erste der beiden an der Blastula entstehenden Invaginationen ist als Urmund zu betrachten; die zweite ist dazu berufen, das Präcephalon zu bilden.

5) Das Urdarmlumen öffnet sich nie in die Einstülpung des Bohr-

[1] Über einige neuere Anschauungen aus der Biologie und über einige Resultate in betreff der Spermatozoen, siehe in den diesbezüglichen Kapiteln nach.

organs; die »braune Drüse« tritt erst nach ihrer Abfaltung vom Archenteron mit dieser in Kommunikution.

6) Das Septum entsteht aus der Basis der Invagination des Bohrorgans und hat einen fraglichen phylogenetischen Wert. Es scheidet den Larvenkörper in zwei Teile: einen ectodermalen mit mesenchymatischer Wand — und ectodermalen und mesenchymatischen centralen Muskeln, und den eigentlichen persistierenden Teil der Larve mit einer enterocölischen Drüse, einem Darmsacke und Restmesenchymzellen. Letzterem Larventeile gebührt die größte phylogenetische Wertschätzung.

7) Die Larve ist bilateral symmetrisch und hat zwei Vorderenden: ein physiologisches, durch das Auftreten des Rüssels und ein ontogenetisch-anatomisches, durch das Vorhandensein des Blastoporus gekennzeichnetes. Dementsprechend weist sie zwei Hinterenden auf. Nun entsteht aber aus dem anatomisch-ontogenetischen Hinterende der Larven (= physiologisches Vorderende) später das Vorderende der adulten Tiere.

8) Nicht die geringste Art von Metamerie ist vorhanden.

9) Die »braune Drüse« ist eine enterocölische larvale Bildung.

10) Im Darme befinden sich ein bis zwei Körperchen, als Reservestoffe für die Weiterentwicklung. Sie sind aus dem größten Teile der Mesenchymzellen und dem Anfangsteile des Darmes entstanden.

11) Es fehlt jede Spur eines sekundären Cöloms (nur Blastocöl vorhanden); Mesenterien fehlen.

12) Das Nervensystem ist als eine mediane Ectodermverdickung mit zwei Zellenreihen angelegt; ein Hirnganglion fehlt.

13) Jede Spur des »Parenchyms« fehlt.

14) Es fehlen Cilien, Excretionsorgane, ein After und eine deutliche Anlage der Genitalorgane.

15) Der Larve fehlt jedes specifische Sinnesorgan.

16) Über die Weiterentwicklung des »Restmesenchyms« am anatomischen Vorderende stehen Beobachtungen aus, so daß man seine Bedeutung nur vermuten kann. Es ist allem Anscheine nach die Bildungsstätte des »Parenchyms« der adulten Tiere und der Genitalorgane.

17) Ein Mund fehlt. Die Stelle des Prostoma ist mit dem Darmsacke durch einen soliden Stiel verbunden.

18) Die Larve von *Gordius tolosanus* (Duj.) gleicht der von *Gordius aquaticus* (Linné) in ihrer Anatomie vollkommen, unterscheidet sich aber von ihr in einigen unwesentlichen Punkten; diese sind: 1) Länge des Kopfrumpfes, 2) Ringelung des Körpers, 3) Vorhandensein einer größereren »braunen Drüse«, 4) Vorkommen eines kleineren Darm-

sackes, 5) Konstantes Vorkommen zweier Globulen, 6) Vorkommen zweier Endstacheln.

19) Ehe man weitere Versuche anstellt, die phylogenetischen Beziehungen der Gordiiden zu deuten, muß man die Weiterentwicklung der Larve verfolgen; denn die Larve allein vermag uns wenig zu geben. Wahrscheinlich darf man ihr eine Rekapitulation des phylogenetischen Entwicklungsganges nur im beschränkten Maße zuschreiben.

20) Zum Studium des Wirtswechsels, dessen Ergründung zur Erreichung der weiteren Entwicklungsstadien notwendig ist, eignet sich die Larve von *Gordius aquaticus* (L.) wenig. Man müßte mit andern Gordiiden etwa mit *Gordius tolosanus* (Duj.) oder mit *Parachordodes pustulosus* (Baird) Versuche anstellen.

Czernowitz, im Februar 1914.

Verzeichnis der hauptsächlich benützten Literatur.

1849. Grube, Über einige Anguillulen und die Entwicklung von Gordius aquaticus. Arch. f. Naturg. Bd. XXIX.

1856. Siebold, Zusatz zu G. Meissners Beiträgen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII.

1856. G. Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII.

1874. A. Villot, Monographie des Dragoneaux (genre Gordius, Duj.). Arch. Zool. expér. gerér. T. III.

1877. v. Linstow, Helmithologica. Arch. f. Naturg.

1885. F. Vejdovský, Morphologie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII.

1887. A. Villot, Sur l'anatomie des Gordiens. Ann. Sc. nat. Zool. Sér. 7. T. I.

1887. — Sur le développement et la determination specifique des Gordiens vivant à l'état libre. Zool. Anz. Bd. X.

1887. Reinhard, Kinorrhyncha, ihr anatom. Bau und ihre Stellung im System. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV.

1888. B. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie.

1888. F. Vejdovský, Studien an Gordiiden II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI.

1889. Camerano, I primi momenti della evoluzione dei Gordii. Mem. Reale. Anad. Sc. Torino. Ser. 2. T. XL.

1889. v. Linstow, Über die Entwicklungsgeschichte und die Anatomie von G. tolosanus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV.

1889. A. Villot, Sur la signification histologique, le mode de formation et l'usage de la cavité periintestinale des Gordiens. C. R. Acad. Sc. Paris. T. CVIII.

1889. A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie.

1889. A. Villot, Sur l'ovogénèse, la structure de l'ovaire et la regression du parenchym des Gordiens. C. R. Acad. Sc. Paris. T. CIX.

1891. A. Villot, Evolution des Gordiens. Ann. Sc. nat. (VII.). zool. T. XI.

1891. v. Linstow, Weitere Beobachtungen an Gordius tolosanus und Mermis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII.

1892. — Beobachtungen an Helminthenlarven. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.

1893. Korschelt-Heider, Lehrb. der vergl. Entwicklungsg. der wirbellosen Tiere. Spez. Teil. Jena.

1894. F. Vejdovský, Organogenie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII.

1894. v. Linstow, Weitere Beobachtungen an Gordius und Mermis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII.

1894. C. Zelinka, Über die Organisation von Echinoderes. Verhandlg. d. deutsch. zool. Gesellsch.

1896. — Echinoderes-Monographie. Ibidem.

1898. v. Linstow, Helminth°log. Beobachtungen. Zur Entwicklg. von Gordius aquaticus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI.

1898. F. Vejdovský, Bemerkungen zu den Gordiidenarbeiten von Linstow. Zool. Anz. Jahrg. 21.

1898. H. Ziegler, Über den gegenwärtigen Stand der Coelomfrage. Verhdlg. d. Deutsch. zool. Gesellschaft.

1901. D. Tretjakow, Trav. Soc. Imp. Natur St. Petersburg. T. XXXII. Liv. 1. Comptes rendus des séances. Nr. 1. Russ. Referat im zoolog. Zentralblatt. Vol. X. (1903). — Entwicklung von Gordius aquaticus.

1902. Korschelt-Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. I. Liefg.

1903. C. Neuhaus, Die postembryonale Entwicklung von Rhabditis nigrovenosa. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVII.

1903. Martini, Über die Furchung und Gastrulation von Cucullanus elegans. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIV.

1904. Th. Montgomery, The Development and Structure of the Larva of Paragordius. Proceedings of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia.

1904. M. Rauther, Das Cerebralganglion und die Leibeshöhle der Gordiiden. Zool. Anz. Bd. XXVII.

1905. — Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und phylogen. Beziehungen der Gordiiden. Jen. Zeitschr. Bd. XL.

1907. A. Schepotieff, (= Šepotiev nach Švabenik), Über den feineren Bau der Gordiuslarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX.

1908. J. Švabenik, Studien von Nematomorphen. Zool. Anz. Bd. XXXIII.

1908. — Příspévky k anatomii a histologii Nematomorph. Praha, nakladem královské ceské spolecnosti náuk.

1908. C. Zelinka, Zur Anatomie der Echinoderen. Zool. Anz. Bd. XXXIII.

1909. Korschelt-Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsg. d. wirbellos. Tiere. Allgem. Teil. III. Liefg.

1909. M. Rauther, Morphologie u. Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden und einiger ihnen nahe stehender Vermalien. In Erg. u. Fortschr. d. Zoolog. Bd. I.

1910. Korschelt-Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsg. d. wirbellos. Tiere. Allgem. Teil. IV. Liefg.

1910. Wesenberg-Lund, Über eine eventuelle Brutpflege von G. aquaticus L. Internat. Revue der ges. Hydrobiologie und Hydrographie. Bd III.

1913. N. Th. Meyer, Zur Entwicklung von Gordius aquaticus (Villot). Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CV.

1913. A. Mühldorf, Studien über die Entwicklung der Nematomorphen (Vejd.). Zool. Anz. Bd. XLII. Nr. 1.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden in der Weise angefertigt, daß etwa ein 1,01 μ als 3 mm auf ein Millimeterpapier aufgetragen wurde. Nachdem auf diese Weise die wichtigsten Dimensionen gefunden waren, wurde die betreffende Figur auf dem Millimeterpapier ausgeführt und dann auf Karton übertragen. Die Vergrößerungen der Figuren sind daher dort, wo die Vergrößerungszahl 3000 angegeben in Wirklichkeit etwas größer. Wo die Vergrößerungszahl 2000, 3000 und 3500 angegeben ist, da wurde sie auch mutatis mutandis nach der soeben angegebenen Art erhalten.

Braun das Ectoderm;

Rosa das Entoderm;

Schwarz das Mesenchym und seine Derivate.

Buchstabenbezeichnung:

Ausfg br Dr, Ausführungsgang der braunen Drüse;
Achf, Achsenfaden;
Bl, Blastoporus;
Blstc, Blastocoel;
BO, Bohrorgan;
BORt, Retractoren des Bohrorgans;
brDr, braune Drüse;
Ch., Cuticula;
Ch, Chorion;
Cent., Centrosomen;
D, Darm;
Dott., Dotter;
Dz., Darmzellen;
E, Ei;
Ekt, Ectoderm;
Ent, Entoderm;
Est, Endstachel;
EK., Eikern;
gekPl., gekörneltes Plasma;
Gstc., Gastrocöl;
Glob., Globulen;
Hyp., Hypodermis;
Id., Idiozoma;
K., Kern;
Mus., Muskulatur;
Mes, Mesenchym;
Membr vit., Membrana vitellina;
Mit., Mitochondrien;
N., Nervensystemanlage;
O, Ovar;
PrRs, Retractoren des Bohrorganes;
PrEst, Einstülpung des Bohrorganes;
Par., Parenchym;
Perit., Peritoneum;
R., Rüssel;
Rb, Rüsselbasis;
Rstmes, Restmesenchym;
Rk, Richtungskörperchen;
Rsch, Rüsselscheide;
RPrt., Rüsselprotractoren;
RRt, Rüsselretractoren;
St., Stilet;
Sept., Septum;
Skr., Stachelkränze;
Spk, Spermakern;
Vergr.Dz, vergrößerte Darmzellen.

Tafel I.

Fig. 1. Frischgelegtes Ei von *Gordius aquaticus* mit austretendem ersten Richtungskörperchen. Vergr. 2000.

Fig. 2. Bildung der Dottermembran. Austreten des zweiten Richtungskörperchens. Das Chorion (*Ch*) ist durch Aufquellen kugelrund geworden. Vergrößerung 2000.

Fig. 3*a*. Ei mit mehreren Spermakernen im Ruhestadium der Vorkerne. Man sieht, daß die Spermakerne kleiner sind, nicht wie MONTGOMERY annimmt, der Eikern. Das Ei entstammt einem Weibchen, das gelegt hatte und nach der Eiablage längere Zeit lebte.

Fig. 3. Ruhestadium der beiden Vorkerne. Das Chorion ist weggelassen. Vergr. 2000.

Fig. 4. Bildung der ersten Blastomeren. Vergr. 2000.

Fig. 5. Ruhestadium nach der ersten Kernteilung. Die beiden ersten Furchungskugeln sind fast gleich groß und zeigen zwischen einander einen Hohlraum. Vergr. 2000.

Fig. 6*a* und 6*b*. Spermatozoen von *G. aquaticus* nach der Färbung mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN. Sie zeigen das Aussehen von Paludinenspermien. Vergr. 3000.

Fig. 6*c* und 6*d*. Spermien gleicher Beschaffenheit und von gleicher Species nach BENDAS Mitochondrienfärbung.

Fig. 6*e* und 6*f*. Anscheinend vollkommen reife Spermatozoen, die im lebenden Zustande bereits Bewegungen zeigen nach BENDAS Mitrochondrienfärbung. Man bemerkt, daß die Mitrochondrienkörner sich nach der hinteren Region des Kernes verlagert haben und nur undeutlich die Form von Körnern zeigen.

Fig. 7 *a*, *b*, *c*, *d* und *e*. Spermien aus dem Anfangsteile des Hodenschlauches. von *Parachordodes pustulosus* (Baird.); alle nach HEIDENHAINscher Eisenhämatoxylinfärbung; *b* stellt die ersten Umbildungsstadien der runden Spermatiden (*a*) dar; *b*, *c* und *d* zeigen Spermatiden von verschiedenen Seiten gesehen und zwar ist *d* eine Lateralansicht, *e* eine zur früheren senkrechte Ansicht. Der Achsenfaden ist je nach dem Grade der Differenzierung verschieden dick. Vergr. 3500.

Fig. 8 *a*, *b*, *c* und *d*. Spermatiden von *Parachordodes pustulosus* gefärbt mit Gentianaviolett. Je nach dem Grade der Differenzierung mit 96% Alkohol verschieden dicke Achsenfäden. 8*d* Lateralansicht, 8*c* eine zu dieser senkrechte Ansicht. Vergr. 3500.

Fig. 9 *a* und 9*b*. Wie früher, jedoch nach BENDAS modifizierter Mitochondrienfärbung. 9*b* geschrumpfte Spermatide. Vergr. 3500.

Fig. 10. Spermatozoen aus dem Hodenschlauche von *Gordius tolosanus* (Duj.), welche Form ich neben der in den Fig. 14 (*a*, *b* u. *c*) dargestellten gefunden habe. Vergr. 3500.

Fig. 11 *a* und *b*. Spermatiden aufgequollen von *Parachordodes pustulosus* (Baird) nach BENDAS Toluidinblaufärbung. Vergr. 3500.

Fig. 12 *a*, *b*, *c*, *d* und *e*. Spermatiden von *G. aquaticus* (L.) und zwar: *a* nach Hämalaunfärbung; *b* nach dem Leben aus der »Spermaflocke«, die man an der Genitalöffnung begatteter Weibchen findet; *c* runde Spermatide nach

Hämatoxylinfärbung; *d* Spermatide mit kipfelförmig umgebildetem Kerne nach Färbung mit Ehrlichs Hämatoxylinfärbung; in *e* sieht man im Plasma des Schwanzteiles wolkenartige Züge. Vergr. 3500.

Fig. 13. Spermatide von *Gordius aquaticus* (L.) nach Safraninfärbung. Vergr. 3500.

Fig. 14 *a*, *b* und *c*. Spermatiden aus dem Hodenschlauche von *Gordius tolosanus* nach Hämalaunfärbung. Vergr. 3500.

Die Figg. 15—29, sowie 32—35 und 37 entstammen der Art *Gordius aquaticus* (L.), die Figg. 30, 31 und 36 der Species *Gordius tolosanus* (Duj.).

Fig. 15*a*. Schnitt durch ein Blastula. Alle Blastomeren sind an Größe gleich. Vergr. 2000.

Fig. 15*b*. Erstes Entstehen des Ectomesenchyms aus einem durch die Gestalt der Zellen nicht genauer feststellbaren Teil des Ectoblastes. Sobald solche Entwicklungsstadien schrumpfen, erhält man anscheinend Gastrulastadien, bei welchen die ins Blastocöl eingewanderten Mesenchymzellen meist zwischen Ecto- und dem scheinbaren Entoblast sich vorfinden. Dadurch wird die Entstehung des Mesoderms in Form einer einheitlichen Masse aus der Zwischengrenze der beiden primitiven Blätter vorgetäuscht (Montgomery 1904).

Fig. 15*c*. Stadium vorgeschrittener Ectomesenchymbildung. Die Furchungshöhle ist vollgefüllt mit Mesenchymzellen, die durch den gegenseitigen Kontakt feste Zellgrenzen annehmen. Vergr. 2000.

Fig. 16. Erstes Auftreten einer Gastrulainvagination (*Ent*). Bildung des Entomesenchyms. Vergr. 2000.

Fig. 17. Vorgeschrittenes Gastrulastadium. Entstehung der Ectodermverdickung am animalen Pole, als Ursprung der Proboscisinvagination. Bildung der braunen Drüse (*br.Dr.*). Vergr. 2000.

Tafel II.

Fig. 18. Einstülpung, *PrEst*, des Bohrorganes, Verschluß des Urmundes (*Bl*) und Entstehen einer keulenförmigen Anschwellung des Urdarmendes zwecks Bildung der »braunen Drüse«. Vergr. 2000.

Fig. 19. Abfaltung der »braunen Drüse« (*br.Dr*). Deutlichwerden der septalen Ringverdickung und auffällige Sonderung des Körpers in eine präsomatische und eine somatische Portion, die schon in Fig. 18 angedeutet war. Vergrößerung 2000.

Fig. 20. Querschnitt durch den Kopfrumpf einer ganz jungen Larve, um das reichhaltige Mesenchym, den engen Darm und das dicke Ectoderm zu zeigen. Vergr. 3000.

Fig. 21. Habitusbild der Larve von *Gordius aquaticus* (L.) nach Fixation mit Chromessigsäure nach Zelinka (vgl. S. 12 dieser Abhandlung) und Aufhellung in Glyzerin. Vergr. 3000.

Fig. 22. Ein Stachel des dritten Stachelkranzes. Vergr. 3000.

Fig. 23. Vorgeschritteneres Entwicklungsstadium der Larve von *G. aquaticus*. Bildung des Rüssels (*R*) und der Rüsselscheide. Anlage des Nervensystems (*N*); Septum noch zellig; vorgeschritten entwickelte »braune Drüse«. Muskulatur fehlt noch. Die persistierende Portion des Körpers ist in der Entwicklung dem Präcephalon stark vorausgeeilt. Vergr. 3000.

Fig. 24. Längsschnitt durch den Kopfrumpf einer Larve von *Gordius aqua-*

ticus (L.). Da die Larve gewunden war, so geht der Schnitt nicht median, durch die ganze Länge des Kopfrumpfes. Dieser Schnitt demonstriert die Bildung der Globulen; man sieht im Vorderteil des Darmes eine mit EHRLICHschem Hämatoxylin schwarzblau färbbare Flüssigkeit (*Glob.*), die aus dem Anfangsteile des Darmes und den durch zwei oder drei Zellen des Darmendes aufgenommenen Mesenchymzellen gebildet wird. Man merkt im Gastrocöl (*Gstc*) eine schwarzblau gefärbte Faserung. Dieser Schnitt zeigt auch, daß auf diesem Entwicklungsstadium die Kerne der braunen Drüse zwischeneinander eine stark lichtbrechende Grenze zeigen, die für MONTGOMERY den Schein eines gewundenen Kanales (Ausführungsgang der braunen Drüse nach MONTGOMERY) abgab. Vergr. 3000.

Fig. 25. Querschnitt durch ein gleiches Entwicklungsstadium von *Gordius aquaticus* (L.) wie früher, um die Faserung, welche durch die aufgenommenen Mesenchymzellen im Lumen des Endteiles des Darmes erzeugt wird, im Querschnitt zu zeigen. Vergr. 3000.

Fig. 26. Schiefer Querschnitt durch das »Ende« der Larve von *Gordius aquat.*; er demonstriert das Aussehen der Restmesenchymzellen. Vergr. 3000.

Fig. 27. Eine Parenchymzelle, wie sie in Weibchen nach der Eiablage angetroffen werden, mit starker Vergrößerung gezeichnet. ŠVABENIK bildete eine gleiche Zelle im Jahre 1908 ab.

Fig. 28. Querschnitt durch das Präcephalon von *G. aquaticus* in der Region zwischen dem Septum und der Rüsselscheide. Man sieht den Ausführungsgang der braunen Drüse innerhalb der Rüsselretraktoren (*Ausfg.br.Dr.* und *RRt*). Vergr. 3000.

Fig. 29. Querschnitt durch den somatischen Teil von *Gordius aquaticus* um die Darmzellen (*Dz*), zu demonstrieren. Dieser Schnitt ist schief gegangen, daher rührt die Größe der Darmzellen her; er zeigt auch die Zweireihigkeit des Nervensystems im Querschnitt. Vergr. 3000.

Tafel III.

Fig. 30. Habitusbild einer Larve von *Gordius tolosanus* (Duj.). Fixierung in Chromessigsäure nach ZELINKA (vergl. S. 12 dieser Abhandlung), Aufhellung in Glyzerin.

Fig. 31 *a* und *b*. Stilett von *Gordius tolosanus* in zwei verschiedenen Ansichten.

Fig. 32. Ein halbschematischer Längsschnitt durch das Präsoma von *Gordius aquaticus* (L.), um die Rüsserprotraktoren zu zeigen.

Fig. 33. Kopfrumpf einer noch nicht ganz entwickelten Larve von *Gordius aquaticus*. Man sieht die Paarigkeit des Nervensystems, sowie die Art der Aufnahme der Mesenchymumwandlungsprodukte durch die »Polzellen« des Darmes. Die braune Drüse hat hier eine noch recht primitive Gestalt der Zellen.

Fig. 34. Querschnitt durch das Hinterende eines Weibchens von *Gordius aquaticus*, nach erfolgter Eiablage; vgl. hierzu den Text auf S. 21 dieser Abhandlung.

Fig. 35. Querschnitt durch das Präsoma einer Larve von *G. aquaticus* in der Region der Rüsselscheide. Man sieht die Rüsselscheide (*Rsch*), den Rüssel (*R*), die Rüsselprotractoren (*RPrt*) im Querschnitte.

Fig. 36. »Endteil« einer Larve von *Gordius tolosanus* (Duj.).

Fig. 37. Etwas schematisierte Darstellung der Präcephalonbewaffnung von *Gordius aquaticus* in der Daraufsicht.

Die Entwicklung des Dytiscus marginalis L. vom Ei bis zur Imago.

1. Teil. Das Embryonalleben.

Von

Hans Blunck,

Assistent am Zoologischen Institut der Universität Marburg.

Mit 31 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit bildet den Niederschlag umfangreicher, im Zoologischen Institut in Marburg auf Anregung von Herrn Geheimrat Korschelt hin vorgenommener und mehrere Jahre hindurch fortgesetzter Untersuchungen, die vornehmlich auf die Biologie der Metamorphose abzielten. Das Leben des Embryo, der Larve und der Puppe stand somit für mich im Mittelpunkt des Interesses und die Behandlung der Entwicklungsdauer in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren, die Darstellung der Häutungsprozesse, der Nahrung, des Nahrungserwerbes und damit im Zusammenhang Beobachtungen über die Schädlichkeit der Larve sind auch in dieser zusammenfassenden

Abhandlung in den Vordergrund gerückt worden. Daneben erwies es sich als erwünscht, eine Beschreibung der Körperform von Larve und Puppe zu geben und gelegentliche Beobachtungen über einige, dem eigentlichen Thema etwas fernerliegende Erscheinungen einzufügen, die aus dem einen oder andern Grunde der Mitteilung wert schienen und nur in diesem Zusammenhang zur Publikation gelangen konnten.

Nachstehend ist das Embryonalleben dargestellt. Eine Bearbeitung des Larven- und Puppenlebens wird in Kürze folgen.

B. Das Embryonalleben.

Dieses Kapitel bildet das Bindeglied zwischen meiner Darstellung des Geschlechtslebens von *Dytiscus*, welche mit der Eiablage (1913) abschloß und der eigentlichen Metamorphose des Gelbrands. Eine Behandlung der Embryonalentwicklung im eigentlichen Sinne ist hier nicht beabsichtigt. Allgemeine entwicklungsgeschichtliche Fragen, die Keimblätterbildung, sowie die Ausbildung aller inneren Organe wurden von vornherein von der Untersuchung ausgeschlossen und konnten um so eher hier außer acht gelassen werden, als ein Teil dieser Probleme erst kürzlich durch Herrn Geheimrat Korschelt (1912) seine Darstellung gefunden hat und die noch ungelösten Aufgaben bald von andrer Seite im hiesigen Institut in Angriff genommen werden. Da der Abschluß dieser Arbeit aber aus verschiedenen Gründen noch nicht abzusehen ist, erschien es wünschenswert, meine Beobachtungen über die Embryonalentwicklung hier mitzuteilen, so weit sie allgemeines Interesse bieten und den Zusammenhang zwischen Geschlechtsleben und Metamorphose herstellen.

I. Das reife Eierstockei.

Die Eier des Gelbrands sind durch verhältnismäßig bedeutende Dimensionen ausgezeichnet und nehmen unter den uns bekannten durchweg recht ansehnlichen Insekteneiern mit den ersten Platz ein. Ein zur Ablage reifes Ei wiegt 2—6 mg. Seiner Gestalt liegt der bei Coleopteren weit verbreitete lang-ovale Typus zugrunde, den wir auch bei den Carabiden und, soweit meine Erfahrungen reichen, bei allen Dytisciden antreffen (vgl. Wesenberg-Lund, 1912, Taf. V, Fig. 28 u. Blunck, Kleinere Beiträge, 1913). Unter den Gelegen der letzteren gehören die *Dytiscus*-Eier zu den am stärksten in der Längsrichtung gestreckten Formen (vgl. Fig. 1—4). Sie sind lang-walzenförmig, mit unter einander nahezu gleichen Polen (Fig. 1). Der Vorderpol ist etwas stärker abgeplattet als der hintere (Fig. 1—4). Die Eier lassen sich wegen einer

fast nie fehlenden Krümmung in der Längsachse (siehe Fig. 1, 3 u. 4) wohl am treffendsten als wurstförmig bezeichnen. Ähnliche, wenn auch zumeist schwächere Krümmungen sind bei Käfereiern weit verbreitet und wurden z. B. von HEIDER (1889, S. 8) beim Ovum von *Hydrous* beobachtet. HEIDER führte die Erscheinung auf Druckwirkungen in den Kokons zurück, zu denen dieser Käfer seine Gelege zusammenschließt. Bei *Dytiscus* dürfte die Längsbeugung der Eier eine Anpassung an die Gestalt des Legesäbels darstellen (vgl. DEMANDT 1912 u. BLUNCK, Eiablage 1913) oder durch die gegenseitige Beeinflussung der im Eikelch zusammengedrängten reifen Eier bedingt werden. Eine besondere biologische Bedeutung ist dieser gestaltlichen Eigentümlichkeit wohl kaum beizumessen, weil neben den gekrümmten auch grade Stücke vor-

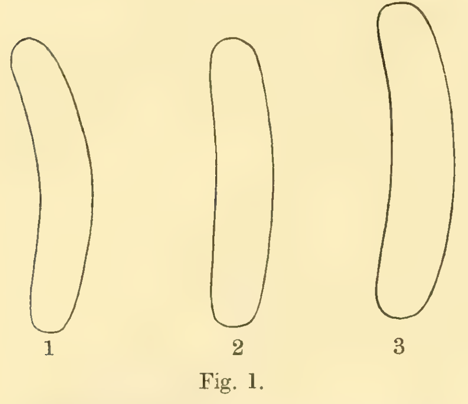


Fig. 1.
Konturen frisch abgelegter *Dytiscus*-Eier. Nr. 1. *D. marginalis* L.; Nr. 2. *D. semisulcatus* Müll.; Nr. 3. *D. circumcinctus* Ahr. Vergr. 5.5 ×.



Fig. 2.
Kontur eines frisch gelegten, geraden Eies von *Dytiscus marginalis* L. Vergr. 5,5 ×.

kommen (vgl. Fig. 2). Ich war früher geneigt, die Beugung mit der Lage des Embryo in Beziehung zu bringen, weil ich fand, daß der Keimstreif zumeist an der konvexen Seite des Eies angelegt wird, eine Erscheinung, die bei den Insekteneiern nach LEUCKART (1855, S. 102) weitere Verbreitung besitzen muß. Es scheinen jedoch auch Ausnahmen von dieser Regel vorzukommen, und da HEIDER berichtet, daß bei *Hydrous* die Eier ebenso oft ventralwärts wie dorsalwärts, ja zuweilen auch lateral gekrümmt sind, haben wir in der Lage der Krümmung wohl nur ein recht unsicheres Mittel zur Unterscheidung der Ventral- und Dorsalseite am Ei.

Die Länge der Eier beträgt 6,5—7,5 mm, der Durchmesser durchschnittlich 1,2 mm. Die Maße der frisch abgesetzten Eier sind

ebenso sehr von den Dimensionen der Imagines wie von der Jahreszeit abhängig. Die Erstlinge, d. h. die zuerst zur Ablage kommenden Eier pflegen durchweg größer und auch lebenskräftiger zu sein, als die erst gegen Schluß der Legeperiode heranreifenden Keime. Unter 6,5 mm scheinen die Eier von *Dytiscus marginalis* L. normalerweise nicht hinabzugehen und ebenso wenig traf ich solche, die über 7,5 × 1,2 mm hinaufgingen. — Die Eier der verwandten Spezies *circumcinctus* Ahr., *semisulcatus* Müller (= *punctulatus* Fabr.) und *dimidiatus* Bergstr., die gestaltlich kaum Besonderheiten bieten, zeigen ähnliche Dimensionen. Sie messen bei *circumcinctus* (Fig. 1, Nr. 3 u. Fig. 4) wie bei *marginalis* rund 7 × 1,2 mm, bei dem kleinen *semisulcatus* etwa 6 × 1,1 mm (Fig. 1, Nr. 2 und Fig. 3) und bei dem unsren *marginalis* an Größe übertreffenden *dimidiatus* 7,5 × 1,4 mm. Bei *semisulcatus* sind, wie ein Blick auf die Fig. 1, Nr. 2 und Fig. 3 bestätigt, die Eier etwas plumper als bei *marginalis*. Burgess-Sopp (1905, S. 50 und Science Gossip, S. 6) gibt an, daß die Eier dieser Spezies mit rundlichen Prominenzen bedeckt und unregelmäßig braun und schwarz gesprenkelt sind. Meine Exemplare zeigten diese Charaktere nicht. Eier von *Dytiscus lapponicus* Gyllh. und *circumflexus* Fabr. lagen mir nicht zur Untersuchung vor, reife Keime von *latissimus* L. hat Günther (1909) in Händen gehabt und eine Bearbeitung dieser Entwicklung in Aussicht gestellt, die indessen noch aussteht.

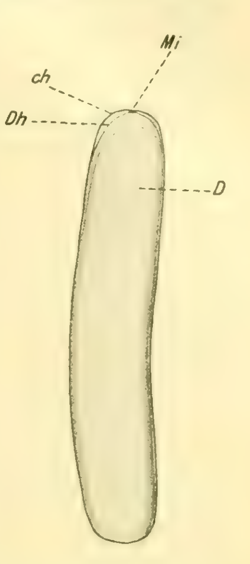


Fig. 3.
Frisch gelegtes Ei von *Dytiscus semisulcatus* Müll.; *ch*, Chorion; *Dh*, Dotterhaut; *D*, Dotter; *Mi*, Mikropyle. Vergr. 9,5 ×.

Die in der Literatur enthaltenen Angaben über Gestalt und Größe der *Dytiscus*-Eier sind recht widerspruchsvoll und meistens unrichtig (vgl. Fabricius 1775, S. 230 und 1781, S. 292; Rossius 1790, S. 198—199, Donndorff 1799, S. 733; Lyonet 1832, S. 108; Oken 1836, S. 1731; Houghton 1865, S. 424; H. 1873, S. 54). Alle Notizen, die von »1,3«—»2« oder über »2 mm«

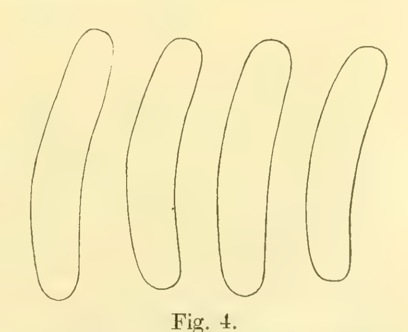


Fig. 4.
Konturen frisch gelegter Eier von *Dytiscus circumcinctus* Ahr. Vergr. 4,5 ×.

langen Eiern sprechen (vgl. v. FRICKEN, 1885, S. 91; REUSS, 1906; FRIEDRICH, 1907, S. 75) scheinen auf die unrichtige Abbildung RÖSELS (2. Teil, Insect. aquat. Cl. I, Tab. I, Fig. 1, 1749) und auf die Verwechslung der *Hydrachna*-Larven mit *Dytiscus*-Eiern durch FORMANEK (1900, S. 78) zurückzugehen. HAUPT (1907, Nr. 35) schätzt die Eilänge auf »wohl $1/_2$ cm«. WANKE (1906, S. 310)[1] gibt nach Messungen an mit der Eiablage beschäftigten *marginalis*-Weibchen das Durchschnittsmaß der Eier auf 5—6 mm, RÉGIMBART auf 5 bis $5^1/_2$ mm an.

Nach dem oben Mitgeteilten sind alle diese Zahlen zu niedrig gegriffen, auch die letztgenannten, von den Daten der älteren Autoren ganz zu schweigen. Eier von nur $5^1/_2$ mm Länge kommen allerdings vor, sie sind aber nicht als normal zu bezeichnen und stammen in der Regel von schlechtgenährten oder lange in Gefangenschaft gehaltenen Individuen. Nur selten sah ich aus ihnen kleine, wenig lebenskräftige Larven hervorgehen.

Die eigentümliche Erscheinung, daß alle Literaturangaben hinter der wahren Größe der *Dytiscus*-Eier zurückbleiben, ist vielleicht mit der Tatsache in Zusammenhang zu bringen, daß bislang (vgl. aber meine Beobachtungen an *Procrustes coriaceus*!) von keiner Seite Angaben über einheimische Käfereier vorlagen, die über 5,5 mm Länge hinausgehen. Zur Erhärtung seien die Dimensionen der Keime einiger der größeren unter unsren einheimischen Käfern hier angeführt. Es messen die Eier von *Procrustes coriaceus* 8 × 2,8 mm[2], von *Calosoma sycophanta* 5,2 × 2,4 mm (BURGESS 1911 S 23), von *Carabus nemoralis* Müll. 5 × 2 mm, *Staphylinus olens* 3 mm (KIRBY und SPENCE, 1828, Bd. 3, S. 90), *Hydrophilus piceus* L. um 5 mm (HEIDER 1889), *Geo-*

[1] WANKES zahlreiche Angaben über die Biologie des *Dytiscus* sind im übrigen als besonders zuverlässig hervorzuheben.

[2] Nach eignem Befunde. Ein am 26. September 1911 bei Wankendorf in Holst. gefangenes Weibchen barg in seinen 20 Eiröhren fünf derartige Eier, die zweifellos kurz vor der Ablage standen. Daß nicht bei allen größeren Carabiden Deutschlands die Legezeit in den Herbst fällt, lehrten zwei Ende März und Ende April 1910 in Wankendorf i. Holst. zur Sektion gekommene Weibchen von *Carabus nemoralis* Müll. Sie zeigten beide übereinstimmende Verhältnisse, nämlich folgendes Bild: die 20 Eiröhren waren in vier bis fünf Kammern aufgeteilt und bargen neben zahlreichen kleinen etwa zwölf ausgewachsene, bereits mit einem Chorion versehene Keime. Die reifen Eier waren fast gerade gestreckt, walzig und gedrungen gebaut und nach dem vorderen Pol zu, an dem die Mikropyle in Gestalt einer kreisrunden weißlichen Scheibe sichtbar war, etwas verjüngt. — Aus der Zahl der Ovarialröhren und Eikeime darf wohl geschlossen werden, daß die Zahl der in einer Periode abgesetzten Eier um 50 beträgt, auf keinen Fall aber 100 übersteigt, und daß die Legeperiode des Käfers in das Frühjahr fällt.

trupes stercorarius 5,5 × 2,2 mm (LEUCKART, 1855, S. 225—235), *Julodis hirta* (Buprestide) 3,3 mm (LEUCKART, 1855 l. c.) *Astynomus aedilis* 2,6 mm (LEUCKART l. c.), *Prionus coriarius* 4,5 × 1,5 mm (nach eigenen Beobachtungen an einem Mitte August 1912 in Holstein fliegend gefangenen Weibchen, das im Abdomen etwa 150 reife, an einem Pol etwas zugespitzte Eier von weißgelber Farbe barg) und *Lucanus cervus* 2,25 mm (TASCHENBERG, 1892, S. 82). Die Eier des Maikäfers sind etwa halb so groß, nach NEUREUTER (1904) gar nur stecknadelkopfgroß[1].

Die Eier von *Dytiscus* sind demnach neben den Gelegen von *Procrustes coriaceus* die größten unter allen uns bislang bekannt gewordenen Keimen einheimischer Coleopteren.

Damit soll indessen nicht gesagt sein, daß ich die Eier des *Dytiscus* zu den größten unter den Käfern überhaupt zähle. Ich bin überzeugt, daß die Riesen der Tropen, vor allem diejenigen mit an Zahl kleinen Gelegen, Keime von beträchtlich größeren Dimensionen produzieren. Sind doch schon die Eier des heiligen Pillendrehers (*Scarabaeus sacer* L.) nach FABRE (S. 64) 10 mm lang und 5 mm dick. Auch von unsren einheimischen Deckflüglern dürften mit dem Fortschreiten unsrer Kenntnisse derartige Rieseneier bekannt werden.

Der feinere Bau des *Dytiscus*-Eies ist noch nicht genau untersucht. Hier sei nur auf einige Besonderheiten hingewiesen, die in erster Linie die Eihüllen betreffen.

Das Ei ist von einer doppelten Membran umschlossen, dem Chorion und der Dotterhaut, zu denen sich noch eine äußere klebrige Hülle gesellt, die das Ei in der vom Legesäbel geschnittenen Loge der Wirtspflanze fixiert (BLUNCK 1913, S. 173).

WESENBERG-LUND (1912, S. 29), der in seiner verdienstvollen Arbeit »Biologische Studien über Dytisciden« sich auch mit der Eiablage des *Dytiscus* beschäftigt, stellt neuerdings die Existenz dieser Kittmasse in Frage. Zur Stütze meiner gegenteiligen Auffassung seien daher die nachstehenden Beobachtungen mitgeteilt. Versucht man ein frisch abgelegtes Ei aus der Pflanze herauszupräparieren, so zeigt sich diese Operation mit bedeutenden Schwierigkeiten verknüpft, da das Ei in allen seinen Teilen sehr fest an der Logenwand haftet. Diese Adhäsion wird durch eine farblose, leimartige Masse bewirkt, die das ganze Ei in dünner Lage überzieht und unter dem Binocular sichtbar

[1] In meinem Aufsatz über *Colymbetes fuscus* L. (1913) ist statt »Die Gestalt der 2 mm langen und 8 mm breiten Eier« zu lesen: »Die Gestalt der 2 mm langen und **0,8** mm breiten Eier«.

wird. An frei abgelegten Eiern läßt sich das Kittsekret bereits bei Lupenvergrößerung beobachten, besonders dann, wenn es seine klebrige Natur durch die Fixierung von Sandkörnchen, Algenfäden usw. dokumentieren konnte. Das anfangs halbflüssige Sekret erhärtet ziemlich schnell, wird nach einigen Tagen brüchig, zerfällt und läßt sich an älteren Eiern nicht mehr nachweisen. Diese sind somit nur ganz locker in den Eilogen befestigt und fallen beim Öffnen der Taschen ohne weiteres heraus. Wesenberg-Lunds Angabe »die Eier werden nicht in den Eilogen mit einer Kittmasse fixiert« dürfte somit auf die an älteren Embryonen gemachten Beobachtungen zurückzuführen sein.

An sich ist das Auftreten eines die Eier fixierenden Sekrets durchaus keine Besonderheit des *Dytiscus*, scheint vielmehr eine unter den Schwimmkäfern ebenso wie unter den Landinsekten ziemlich weit verbreitete Erscheinung zu sein. Ich bemerkte letzthin, daß auch bei *Acilius sulcatus* L. die Eier nach der Ablage, über die ich einige meine Mitteilungen von 1913 (Kleine Beiträge: 1913, II. Teil) ergänzende Beobachtungen anstellte, durch ein fettartiges Sekret zusammengehalten werden. Bereits Régimbart und später Wesenberg-Lund (1912, S. 12—13) berichten, daß *Colymbetes fuscus* L. seine Eier frei an den Stielen und Blättern von Wasserpflanzen absetzt. Ich konnte in diesem Frühjahr (Ende März und Anfang April) feststellen, daß die so abgelegten Eier an der Unterlage ganz außerordentlich fest haften, eine Erscheinung, die übrigens schon von Régimbart registriert wurde und die ohne Vermittlung eines Klebstoffes kaum zu verstehen wäre. (Blunck, Kleine Beiträge: 1913, S. 539, I. Teil). Das gleiche gilt, wie ich im April dieses Jahres beobachtete, für *Agabus bipustulatus* L., der seine Eier frei am Stamm von *Elodea canadensis* anklebte, und von dem kleinen *Agabus undulatus* Schrank, von dem ich bereits früher berichtete (Kl. Btr., 1. Teil, 1913, S. 542), daß er seine Eier in den Blattwinkeln der gemeinen Wasserpest unterbringt. Wesenberg-Lund (1912, S. 17) gibt übrigens selbst an, daß gewisse *Agabus*- und *Rhantus*-Arten ihre Eier an die Wasserpflanzen »ankleben«. An der Existenz eines derartigen Klebstoffes kann nach dem Gesagten auch bei *Dytiscus* nicht mehr gezweifelt werden. Als Produktionsherd kommen wohl nur die von Demandt (1912, S. 218ff.) in der Scheide des Käfers aufgefundenen einzelligen Hautdrüsen in Betracht.

Die eigentliche äußere Eihülle, das Chorion (Membrana secundaria), welches von der beschriebenen Gallertschicht überzogen wird, stellt eine homogene, dünne, farblose und ziemlich elastische Membran dar mit glatter, etwas glänzender und unbenetzbarer Oberfläche (Fig. 3,

5, 6 und 7 *ch*). Nur in der Umgebung des Vorderpols wird bei frisch abgelegten Eiern, bei geeigneter Beleuchtung und Vergrößerung ein feines, wenig ausgeprägtes Wabenwerk bemerkbar, in das regelmäßig polygonale Maschen hineingewebt sind, die, wie Studien an noch nicht abgelegten Eiern wahrscheinlich machen (vgl. DEMANDT, S. 206), der Ausdruck des zelligen Baus des Follikelepithels sind, während das gröbere Wabenwerk vielleicht nur durch die durchscheinenden Dotterschollen vorgetäuscht wird. Keinesfalls erlangt die Reliefbildung am Chorion des *Dytiscus*-Eies auch nur annähernd die Schärfe, welche der Oberfläche andrer Insekteneier ein so charakteristisches und mannigfaltiges Gepräge gibt. Das Chorion des Gelbrandeies und — wie ich hinzufügen kann — das Chorion aller bisher daraufhin untersuchten Dytiscideneier ist nahezu strukturlos. Dagegen traf ich bei *Carabus nemoralis* Müll. ein ziemlich ausgeprägtes Maschenwerk an, das nachweislich mit den Zellkonturen des Follikelepithels zusammenfiel. LEUCKART (1855, S. 234) beobachtete auch bei *Carabus cancellatus* und einigen Arten von *Harpalus* und *Amara* ein zierlich gegittertes Chorion. Bei Präparaten, die in Kanadabalsam eingebettet wurden, erscheint das Chorion am *Dytiscus*-Ei gänzlich unstrukturiert. Fig. 6 wurde nach einem in Alkohol liegenden Stück gezeichnet und läßt die Beziehung der Chorionstruktur zum Mikropylapparat erkennen.

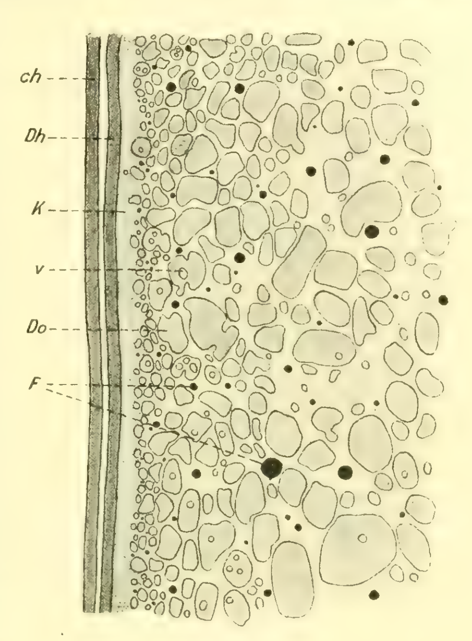


Fig. 5.
Schnitt durch die Randzone eines in Furchung begriffenen Eies von *Dytiscus*. *ch*, Chorion; *Dh*, Dotterhaut; *K*, Keimhautblastem; *v*, Vacuole; *Do*, Dotterscholle; *F*, Fettröpfchen. Stark vergrößert.

Die relative Zartheit teilt das Chorion mit der Hülle der weitaus meisten Dytisciden- und der mir bekannten Carabideneier, soweit sie an geschützten Plätzen abgesetzt werden. Frei abgelegte Eier sind auch bei unsren Schwimmkäfern mit einer festeren Schutzhülle ausgestattet. So ist das Chorion bei *Colymbetes fuscus* L. anfangs weiß,

weich und geschmeidig, erhärtet aber, wie ich WESENBERG-LUND (1912) nunmehr nach eigener Beobachtung bestätigen kann (vgl. BLUNCK, Kl. Btr., 1913, 1. Teil), im Laufe der Embryonalentwicklung und bleibt nach dem Ausschlüpfen der Larve mit der Dotterhaut als pergamentartiges schwarzes Häutchen auf der Legepflanze zurück. Auch bei *Dytiscus* erleidet das Chorion im Laufe der Keimesentwicklung weitgehende Veränderungen, die aber in ganz andrer Richtung als bei

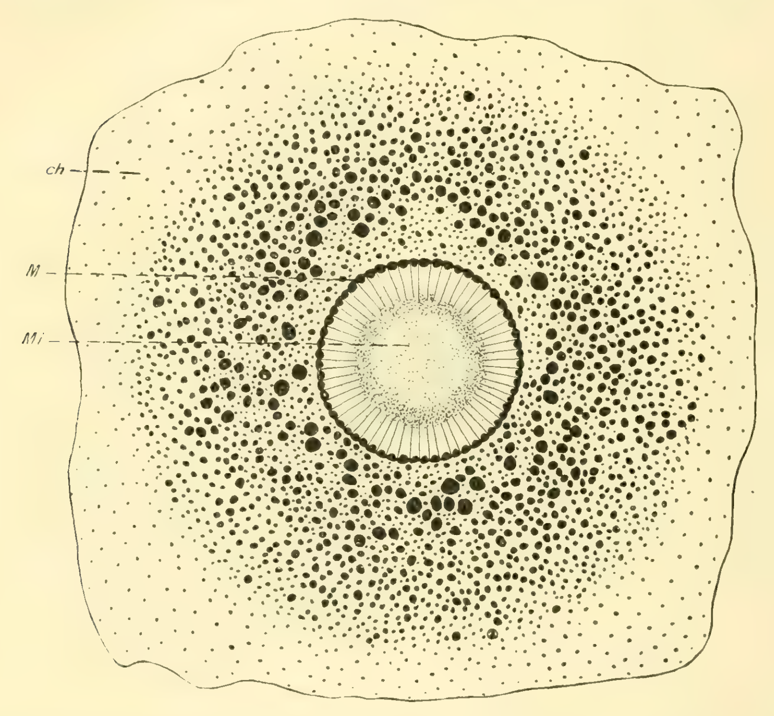


Fig. 6.

Mikropylapparat des *Dytiscus*-Eies in der Aufsicht. Im Centrum das von etwa 60 Mikropylen (*M*) begrenzte Mikropylfeld *Mi*. Außen das in der Nähe des Mikropylfeldes grob gezeichnete Chorion (*ch*). Stark vergrößert.

Colymbetes verlaufen. Das Chorion bräunt sich, verliert seine Elastizität, wird brüchig und zerfällt schließlich, noch ehe der Keim seine Entwicklung beendet hat. Im einzelnen werde ich auf diesen Prozeß noch weiter unten zurückzukommen haben.

Der Mikropylapparat (Fig. 3 *Mi*, Fig. 6 und Fig. 7 *Mi*) ist am Vorderpol des Eies gelegen, d. h. an dem Pol, der zuletzt den Organismus des Muttertieres verläßt und später den Kopf des Embryo birgt. Diese Lage teilt der Befruchtungsapparat mit den Mikropylen

aller daraufhin untersuchten Käfereier (Everts 1903, Suppl. S. 109 und Leuckart 1855, S. 102), während bekanntlich bei Orthopteren, Puliciden usw (Berlese 1909, S. 938) auch andersartige Lagerungen vorkommen. Das Mikropylfeld ist bei *Dytiscus* nicht so in die Augen fallend wie bei andern Coleopteren, z. B. bei *Hydrous*, wo es sich nach Heider (1889, S. 8) als ein bräunlich gefärbter Fleck von der gelblichen Oberfläche des Eies abhebt. Beim Gelbrand wird das betreffende Zellorgan erst unter der Lupe bei geeigneter Beleuchtung sichtbar und erscheint dann am lebenden Ei als ein kleiner, höchstens $^1/_{10}$ mm im Durchmesser haltender weißlicher Fleck, der ziemlich scharf gegen das farblose Chorion abgesetzt ist. Nur bei abgestorbenen Eiern kann man den Befruchtungsapparat zuweilen schon mit unbewaffnetem Auge erkennen, als einen durch Zersetzung gebräunten und mit Schmutzteilchen imprägnierten Bezirk. So ist auch wohl der »kleine, oben zugespitzte, an den Rändern gezackte Knopf«, den Wesenberg-Lund- (1912, S. 29) an der zerrissenen »äußeren Eihaut« von *Dytiscus* beobachtet hat, nichts andres als ein in Zersetzung begriffener Mikropylapparat gewesen. An Aufsichtpräparaten (Fig. 6) stellt sich das Organ als eine die Umgebung nach außen hin nicht überragende, sich nach innen vorwölbende kreisrunde Scheibe mit ausgezackten Rändern dar. Je zwei Zacken schließen zwischen sich eine Mikropyle ein, von denen ich insgesamt um 60 zählte (Fig. 6 *M*). Bereits bei Lupenvergrößerung läßt sich feststellen, daß im Umkreis des Mikropylfeldes das Chorion mit dem Dotterhäutchen (*Dh*) fest verlötet ist (siehe Fig. 3), und daß die Mikropylen somit eine offene Verbindung zwischen der Außenwelt und dem Innern des Eies herstellen. In der Fig. 6 sind die vom Chorion in das Eiinnere führenden Mikropylkanäle angedeutet.

Einen ganz ähnlich gebauten pneumatischen Apparat wie bei *Dytiscus* traf ich bei *Acilius sulcatus* L., und nach den Mitteilungen Leuckarts (1855, S. 234) scheint es, daß der beschriebene Typus des Mikropylfeldes sich mit geringen Abweichungen bei allen Hydrocanthariden und Carabiden wiederfindet. Bei den Polyphagen dürften nach Leuckart die Mikropylen durchweg viel einfacher gebaut sein und in unregelmäßig über den Vorderpol des Eies verteilten Öffnungen bestehen, welche die Eihüllen durchsetzen (vgl. auch Heider 1889). Henking (1892) geht in seiner Vermutung, daß die Mikropylen einigen Käfern ganz fehlen, indessen wohl zu weit.

Die innere Eihaut, die Dotterhaut (Membrana vitellina) (Fig. 3, *Dh*, Fig. 5 *Dh* und Fig. 7 *prim. D.*) ist bei *Dytiscus* an frisch abgelegten Eiern nur schwer zu studieren. Sie liegt (vgl. Fig. 3) sowohl dem

Chorion, wie auch dem Dotter fast in allen Teilen fest auf und wird nur im Umkreis der Mikropylen als ein ungefärbtes und gänzlich strukturloses Häutchen sichtbar. Seine mechanische Trennung vom Chorion will auf diesem Stadium kaum gelingen. Im Laufe der Embryonalentwicklung (vgl. weiter unten) zieht sich das Ei von seinen Hüllen und gleichzeitig die Dotterhaut vom Chorion zeitweise etwas zurück, so daß die Membrana vitellina in ihrer ganzen Erstreckung sichtbar wird. Nach dem Zerfall des Chorions wird die Dotterhaut zur äußeren und einzigen Eihülle, zeigt eine ziemlich feste Konsistenz, die der des jungen Chorions zum mindesten gleichkommt, und ist durch große Elastizität ausgezeichnet. Die Erklärung für diese Wandlung in der Konsistenz der Dotterhaut liegt darin, daß die Serosa im Laufe der Entwicklung wie weiter unten des näheren ausgeführt wird, durch Sekretion chitinartiger Lamellen die primäre Membran verstärkt (vgl. Fig. 7, *sec. D.*).

Die Dotterhaut umschließt das eigentliche Ei (Fig. 3 *Dh*), das sich aus den Dotterelementen aufbaut. Der Dottermasse gegenüber treten alle übrigen Teile des Eies an Mächtigkeit noch stärker zurück, als im allgemeinen bei Insekteneiern, die doch durchweg durch bemerkenswerten Dotterreichtum ausgezeichnet sind. Der Dotter erfüllt bei frisch abgesetzten Eiern den ganzen von den Eihüllen umschlossenen Raum und verleiht dank der Durchsichtigkeit von Chorion und Membrana vitellina dem Ei seine blaßgelbe Farbe.

Die beiden gemeinhin am Insektenei unterschiedenen Elemente des Dotters, Bildungsdotter (Protoplasma) und Nahrungsdotter sind an Masse sehr ungleich verteilt.

Der Bildungsdotter (Fig. 5 *K*) ist auf ein sehr wenig mächtiges aber deutlich nachweisbares Keimhautblastem und die von diesem ausstrahlenden und das ganze Ei als feines, schwer nachzuweisendes Netzwerk durchziehenden Plasmafäden beschränkt.

Der Nahrungsdotter setzt sich seinerseits wieder aus zum mindesten zwei Elementen zusammen, den eigentlichen Dotterkügelchen und Fettropfen. Beide sind durch ihr verschiedenes Verhalten gegen Osmiumsäure — nur die Fettelemente werden von dieser geschwärzt — und an physikalischen Differenzen leicht zu unterscheiden. Die Dotterkugeln (Fig. 5 *Do*) sind im Vergleich zu den Fettropfen leichtflüssig, platten sich unter Druckwirkungen daher leicht ab und lassen in ihrem Innern zuweilen vakuolenähnliche Bildungen erkennen (Fig. 5 *v*). Die Fettropfen (Fig. 5 *F*) sind konsistenter, bewahren daher fast stets ihre Kugelgestalt und erscheinen durchaus homogen. Sie

treten an Masse gegenüber dem eigentlichen Nahrungsdotter weit zurück, schwanken in der Größe sehr und sind ganz unregelmäßig im Ei verteilt. Auch die Dotterkugeln zeigen in bezug auf ihre Dimensionen Differenzen: während die central im Ei gelegenen die Blastodermzellen an Umfang erreichen und übertreffen, nehmen sie nach der Peripherie zu an Größe ab, so daß die zu äußerst gelegenen kaum ein Zwanzigstel des Durchmessers der centralen Kugeln erreichen. Dieses Verhältnis kommt auch in Fig. 5 zum Ausdruck.

Der Kern der Eizelle, der während der Oogenese alle übrigen Zellen des Käferkörpers an Größe um ein Vielfaches übertrifft (vgl. DEMANDT 1912, S. 200) und nach KORSCHELT (1891) eigentümliche Beziehungen zur Ernährung der Eizelle eingeht[1], erfährt während des Heranreifens des Eies eine sehr beträchtliche Massenreduktion und ist im reifen Keim nur noch schwierig nachzuweisen.

Reifung und Befruchtung (vgl. BLUNCK 1912, S. 184 und S. 237[2]

---

[1] KORSCHELTS Beobachtungen (l. c.) pseudopodienartiger Fortsätze des Zellkerns, die nach der Nährkammer der Eiröhre zu gerichtet sind, sind seither nicht wiederholt oder doch nicht publizistisch vertreten worden. Die von GIARDINA (1900 und 1901) geschilderten Veränderungen am Eikern sind höchst wahrscheinlich andersartiger Natur. Es sei mir daher der Hinweis gestattet, daß ich vor einigen Jahren mit Herrn Dr. HERWIG im hiesigen Institut Bildungen an den Kernen der Eizellen beobachten konnte, die den von KORSCHELT abgebildeten auffallend glichen.

[2] Meine 1912 gemachten Angaben kann ich nunmehr dahin ergänzen, daß die Spermatozoen nicht nur im Receptaculum des Weibchens monatelang ihre Eigenbeweglichkeit behalten, sondern selbst nach einem halben Jahr noch befruchtend wirken können. Bereits 1909 traf ich ein ab Oktober 1908 nicht mehr mit Männchen zusammengekommenes Weibchen im April mit der Eiablage beschäftigt. Die damals abgesetzten Eier gingen indessen vorzeitig ein. Zur weiteren Prüfung der Frage isolierte ich im August 1911 14 frisch gefangene einjährige Weibchen. Da die herbstliche Begattungsperiode (siehe BLUNCK 1912) noch nicht begonnen hatte, hatten diese Tiere mindestens ab Juni 1911 nicht mehr copuliert. Sie blieben auch den ganzen Herbst und Winter von männlichen Individuen getrennt, und hielten sich gut, obgleich sie nur sehr unregelmäßig gefüttert wurden. Nur ein Individuum ging im Laufe des Winters ein. Zwei Weibchen wurden am 1. März 1912 zu je einem Männchen gesetzt, sofort begattet und dann seziert. Sie zeigten durchaus normale Verhältnisse: ein gut entwickeltes Corpus adiposum und im Stadium lebhafter Eiproduktion begriffene Ovarien. Die einzelnen Röhren hatten durchschnittlich neun Kammern angelegt. Die restlichen elf Weibchen wurden in mit Legepflanzen ausgerüstete Aquarien gebracht und setzten vom 29. Februar bis zum 16. April 1912 über 300 Eier ab, die sich zu normalen Larven entwickelten. Nur ein Individuum produzierte keine Eier, die übrigen 1—36 Stück. Ein Tier brachte es sogar innerhalb 5 Wochen auf 85 Eier! Somit ist der Beweis erbracht, daß bei *Dytiscus* die Sperma-

und Demandt 1912, S. 218ff.) spielen sich noch im mütterlichen Organismus des Käfers ab, so daß die Eier nach der Ablage gleich in die Furchung eintreten können.

II. Die Veränderungen an den Eihüllen und das Wachstum des Eies während der Entwicklung.

Frisch abgelegte Eier sind blaßgelb, weich und darum äußerst leicht verletzlich, ein Umstand, der das Studium der jüngeren Entwicklungsstadien sehr erschwert. Der Dotter liegt anfangs den Hüllen fast in allen Teilen fest an, sehr bald aber beginnen am vorderen Pol Chorion und Dotterhaut sich von den plasmatischen Elementen des Eies abzuheben, so daß sowohl zwischen den beiden Häuten wie auch zwischen diesen und dem Dotter ein Spaltraum auftritt. Fig. 3 gibt ein auf diesem Stadium der Entwicklung stehendes Ei von *Dytiscus semisulcatus* wieder. Die genannten meniscoidalen Räume sind mit einer klaren Flüssigkeit gefüllt, wobei es zunächst fraglich ist, ob die flüssigen Elemente aus dem Dotter stammen oder von außen her durch den mikropylen Apparat und auf dem Wege der Osmose in das Ei eingedrungen sind. Heider (1889, S. 8ff.) gibt an, daß bei *Hydrous* die meniscoidale Flüssigkeit aus dem sich kontrahierenden Dotter austritt und weiß diese Auffassung durch Nachweis von Lageveränderungen der Dotterelemente (vgl. S. 8ff.) zu stützen. Während also Heider mit einer mit Excretion der Eizelle verbundenen temporären Kontraktion des Eiinnern rechnet, möchte ich das Auftreten der mit Flüssigkeit gefüllten Spalträume eher auf Imbibition von Wasser aus dem umgebenden Medium zurückführen. Beide Auffassungen schließen sich natürlich nicht gegenseitig aus. Spätere Entwicklungsvorgänge am Ei von *Dytiscus* und mehr noch meine Studien an der verwandten Form *Acilius* scheinen mir indessen mehr für Imbibition als für Excretion zu sprechen. Zu dieser Auffassung bestimmt mich vor allem eine auffallende Größenzunahme der Dytiscideneier während der Embryonalentwicklung. Die Eier schwellen von 1,2 mm auf 2,25 mm, also auf nahezu das Doppelte ihres Durchmessers an und erreichen gleichzeitig

tozoen im Receptaculum 9 Monate und länger lebenskräftig bleiben, daß 9 Monate hindurch isoliert gehaltene Weibchen normal sich entwickelnde Eier legen, daß somit eine erneute Begattung im Frühjahr zur Erzielung der Eiablage nicht erforderlich ist und daß unter geeigneten Bedingungen gehaltene Individuen auch im zweiten Lebensjahre in der Gefangenschaft eine recht erhebliche Anzahl von Eiern produzieren können.

eine Länge von mehr denn 8 mm, ja von 9 mm, was einem Längenwachstum von mehr denn einem Millimeter entspricht. Die Erklärung dieses Phänomens mit der HEIDERschen Hypothese dürfte erheblichen Schwierigkeiten begegnen, gestaltet sich aber ganz ungezwungen, wenn man annimmt, daß der Keim während seiner Entwicklung fortgesetzt aus seiner Umgebung Wasser aufnimmt. Diese Materialzufuhr von außen her ist an sich nichts Außergewöhnliches. Bereits RÉAUMUR (n. KIRBY und SPENCE, S. 477) soll behauptet haben, daß die in Pflanzengewebe eingebetteten Insekteneier Nahrungssäfte aus der Umgebung aufnehmen und die Volumenzunahme der Eier im Laufe der Embryonalentwicklung ist eine bei Hexapoden weit verbreitete Erscheinung. Sie wurde unter andern beobachtet bei *Serrifera* (*Tenthredo* L.), *Formica*, *Cynips* (KIRBY und SPENCE 1828, Bd. III, S. 91) und unter den Käfern bei *Lixus turbatus* (RUPERTSPERGER 1874, S. 386). Der Fall bei *Formica* verdient hier besonderes Interesse, weil das Wachstum des Eies nachweislich mit Imbibitionsvorgängen in Beziehung steht. Die Ameisen tragen durch Belecken der Eier zur Ernährung der Embryonen bei: der Speichel durchsetzt die Eihülle und wird dem Keimling einverleibt. (ESCHERICH 1906, S. 72—73). Die Häute der Insekteneier scheinen daher im allgemeinen semipermeable Membranen darzustellen, die nicht nur den Gasaustausch ermöglichen, sondern auch gewissen Flüssigkeiten den Durchtritt gestatten und vorzüglich für Wasser durchlässig sind.

Die Eihüllen der Insekten weisen in dieser Hinsicht ähnliche Eigenschaften wie die pflanzlichen Zellmembranen auf, mit denen die Dotterhaut sich ja auch morphologisch verwandtschaftlich in Beziehung setzen läßt. Als Lösung fungiert in beiden Fällen der Zellinhalt, als Lösungsmittel Wasser. Nur für das letztere ist die Zellwand durchlässig. Der Zellinhalt kann als eine konzentrierte wässrige Lösung von Salzen, Säuren, Zuckerarten usw. aufgefaßt werden, besitzt also einen höheren osmotischen Druck als das umgebende Wasser. Das System hat das Bestreben, durch Ausgleich des osmotischen Drucks in den Gleichgewichtszustand überzugehen. Da die Membranen nur für das Lösungsmittel, nicht aber für die Lösung durchlässig sind, kann dieser Ausgleich nur dadurch erfolgen, daß das Wasser in die Zelle einwandert. Das Resultat dieses Prozesses ist eine Zunahme des Inhalts der Zelle, die als Druck auf die Zellwand meßbar wird. Bei der pflanzlichen Zelle ist dieser Druck als Turgor bekannt, dem die Pflanzen in erster Linie die Festigkeit und Elastizität ihrer Zellen verdankt. Ganz analog ist die Wirkung des osmotischen Prozesses beim

Insektenei, wenigstens bei den hier in Rede stehenden Formen. Durch die Wasseraufnahme vergrößert sich das Volumen des Eies. Die vorher schlaffen Wände werden straff angespannt und dadurch so sehr gefestigt und versteift, daß das Ei eine bemerkenswerte Härte und Elastizität erlangt. Während frisch abgesetzte Eier äußerst weich, fast welk und bei jeder Gelegenheit Knickungen und Verletzungen ausgesetzt sind, kann man auf ältere Eier einen ziemlich bedeutenden Druck ausüben ohne nennenswerte Formveränderungen zu erzielen. Die Eier werden schließlich so elastisch, daß sie, fallen gelassen, ballartig vom Boden ein Stückchen zurückschnellen. Die Wasseraufnahme allein genügt zum Zustandekommen dieser Erscheinungen nicht. Sie werden erst ermöglicht durch die mit der Halbdurchlässigkeit verbundene Elastizität der Zellwandungen, durch die auch erst das scheinbare Wachstum des Eies während der Entwicklung seine Erklärung findet.

Auf die enge Beziehung zwischen dem Turgor der Pflanzenzelle und dem osmotischen Druck im Insektenei ist bereits hingewiesen worden. Ich möchte indessen auch auf einige Unterschiede zwischen beiden Erscheinungen aufmerksam machen. Physiologisch bedeutsam, aber hier im Augenblick weniger wichtig ist, daß bei der Pflanze streng genommen nicht die Zellwand, sondern der unter ihr gelegene Plasmabelag die eigentliche semipermeable Membran darstellt. Hier interessiert es mehr, daß wir im Pflanzenreich nur mit einer, beim Insektenei aber mit zwei Membranen zu rechnen haben. Beide sind bei *Dytiscus* semipermeabel, aber, wie ich feststellen konnte, verschieden leicht durchlässig. Das Wasser diffundiert durch das Chorion viel schneller und leichter als durch die Dotterhaut. Diese Eigenschaft macht sich dadurch geltend, daß das Chorion im Laufe der Embryonalentwicklung sich von der Dotterhaut schließlich ganz abhebt und auch bei den Mikropylen die Verbindung mit diesen verliert, daß also zwischen Chorion und membrana vitellina sich ein breiter, Flüssigkeit führender Spaltraum ausbildet, während die Dotterhaut sich von dem Dotter nur wenig und vornehmlich nur an den Polen abhebt.

Bei *Dytiscus* lassen sich diese Erscheinungen nicht besonders günstig studieren, da die Eier in pflanzlichem Gewebe eingebettet liegen. Sehr gut eignet sich aber zum Studium dieser Verhältnisse der nahe Verwandte *Acilius sulcatus* L., der seine Eier zu Paketen vereinigt leicht zugänglich an feuchten Holzteilen außerhalb des Wassers absetzt (Wesenberg-Lund 1912 und Blunck 1913). Auch bei dieser Form liegt das Chorion der Dotterhaut anfänglich ziemlich dicht auf, hebt sich aber bald weit von dem letzteren ab. Man kann nun die Weite des

Spaltraums durch den Wassergehalt der Atmosphäre beeinflussen, in der die Eier gehalten werden. In mit Feuchtigkeit gesättigter Luft kann der Spaltraum den Durchmesser des Eidotters erreichen, in trockener Luft fällt er indessen schnell zusammen und schwindet schließlich ganz. Das Chorion legt sich der Dotterhaut wieder an: die Eier welken. Bringt man indessen die Eier rechtzeitig wieder in eine wasserdampfreichere Atmosphäre, so nehmen sie ihre natürliche Gestalt wieder an. — Normalerweise ist bei *Acilius* der von der Flüssig-

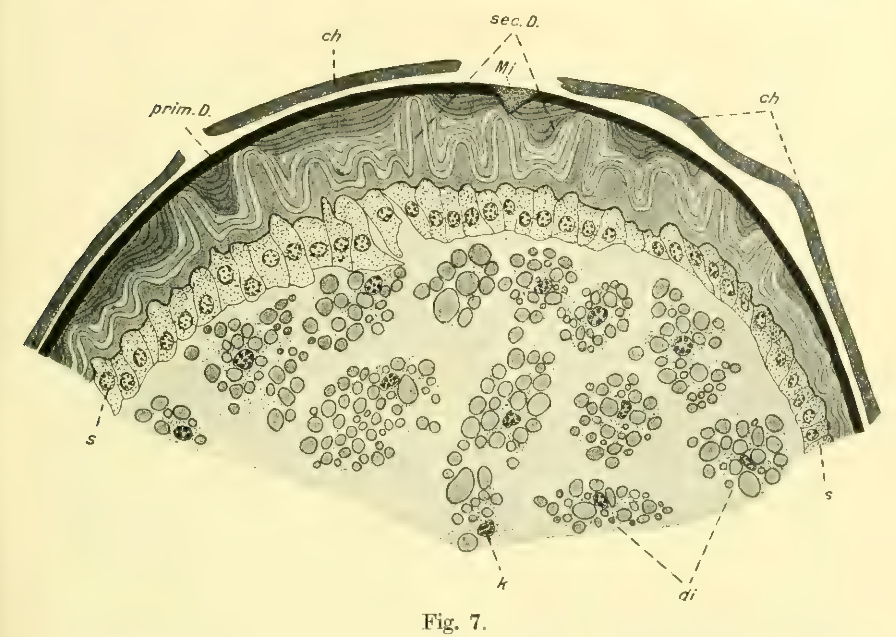


Fig. 7.

Sagittalschnitt durch den Vorderpol eines kurz vor dem Reißen der Embryonalhüllen stehenden Eies von *Dytiscus*. *ch*, das bereits geplatzte Chorion; *prim.D.*, primäre Dotterhaut; *sec.D.*, von der Serosa *s* abgeschiedene sekundäre Dotterhautlamellen; *Mi*, Mikropylfeld; *di*, um die Dotterkerne *k* gruppierte, zu Dotterinseln zusammengeschlossene Dotterschollen. Stark vergrößert.

keit zwischen Chorion und Dotterhaut ausgeübte Druck auf dem Blastodermstadium so groß, daß beim Anstechen eines Eipols das eigentliche Ei mit großer Vehemenz aus dem Chorion herausschnellt. Da der Turgor ständig wächst, da gleichzeitig auch das Volumen des Embryo konstant zunimmt, ist das Chorion schließlich nicht mehr imstande, dem Druck standzuhalten, es platzt und zerfällt (Fig. 7).

Dieser Vorgang scheint erst dann einzutreten, wenn die Extremitäten bereits angelegt sind. Der ältere Embryo ist also nur noch von

der Dotterhaut als der nunmehr einzigen Eihülle umgeben. — Die hier für *Acilius* beschriebenen Vorgänge gelten ganz entsprechend für *Dytiscus*, nur daß sie sich bei dieser Form im einzelnen schwerer verfolgen lassen. Auch bei *Dytiscus* aber platzt das Chorion auf einem bestimmten Stadium der Keimentwicklung und gibt den Embryo mit der Dotterhaut frei. Letztere umschließt ihn bis zum Ausschlüpfen der Larve. Auch die Dotterhaut ist unbenetzbar. Die von ihr umhüllten, aus der Pflanze herauspräparierten Embryonen schwimmen auf dem Wasser.

Nicht erörtert ist bisher die Frage nach der Ursache der Flüssigkeitsansammlung zwischen Chorion und Dotterhaut. Die verschieden große Permeabilität der beiden Membranen bildet natürlich allein keine Erklärung für diese Erscheinung. Sie verlangt theoretisch die Annahme einer Substanz zwischen den beiden Eihüllen, die ihrerseits wasserspeichernd wirkt. Eine derartige Masse läßt sich in der Tat im Dytiscidenei, insbesondere am Ei von *Acilius* leicht nachweisen. Am unverletzten Ei erscheint der Raum zwischen Chorion und Dotterhaut klar und von reinem Wasser ausgefüllt zu sein. Beim Anstechen des Chorions tritt indessen aus der Wunde eine leimartige, zähe Flüssigkeit aus, die sich schwach trübt, aber mit Wasser nicht mischt. Nach der Abpräparation des Chorions bleibt sie als gallertiger, etwas elastischer Mantel des Eies zurück, der eine gesonderte Präparation erfordert und sich wie Chorion und Dotterhaut als ein zusammenhängendes Ganzes vom Keim isolieren läßt. Streng genommen ist also das Ei von drei Hüllen umgeben. Zu Chorion und Dotterhaut gesellt sich der zwischen beiden gelegene quellbare Gallertmantel. Über die Ontogenie dieses Mantels ist zur Zeit noch nichts bekannt, doch dürfte man seiner Lage nach ihn wohl vom Follikelepithel des Ovars ableiten und ihn damit zum Chorion in engere Beziehung als zur Dotterhaut zu setzen haben.

Zur chemischen Charakteristik der Quellsubstanz diene der Vermerk, daß die Masse von Osmiumsäure nicht geschwärzt wird, sondern unter ihrem Einfluß gerinnt und eine weiße bis weißgelbe Farbe annimmt. Es handelt sich also nicht um ein Fett, eher um eine eiweißähnliche Substanz. Genaue Analysen stehen noch aus.

Bei *Dytiscus* erlangt die Zwischensubstanz bei weitem nicht die Mächtigkeit wie bei *Acilius*. Der Spaltraum zwischen Chorion und Dotterhaut ist dementsprechend bei dieser Form auch viel schmäler. Sowohl beim Ei des Gelbrandes, wie beim Furchenschwimmer zerfällt aber der Quellmantel bald nach dem Platzen des Chorions.

III. Die Dauer der Embryonalentwicklung.

Der Dauer der Embryonalentwicklung des *Dytiscus* ist von den Autoren bislang keine Aufmerksamkeit geschenkt worden. Gelegentliche Beobachtungen sind wohl mitgeteilt, speziell auf diesen Punkt hin gerichtete Untersuchungen fehlen aber. Insbesondere ist der Frage, nach den hemmend oder fördernd auf die Entwicklung einwirkenden Faktoren nicht die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt worden. Im Laufe meiner eigenen Studien konzentrierte sich mein Interesse gerade auf diese Seite des Problems. Sie erwies sich als komplizierter, als ursprünglich angenommen werden konnte. Es wurden gewisse Beziehungen zwischen Embryo und Umwelt aufgedeckt, die besonderes Interesse zu verdienen scheinen und daher hier der Nachprüfung zugänglich gemacht werden sollen, obgleich die aufgetauchten Aufgaben noch nicht in allen Teilen eine befriedigende Lösung gefunden haben.

Nachstehend seien zunächst die in der Literatur verstreuten Angaben aufgezählt. Rösel (1749, S. 4), dem mit Lyonet (1832 [1747], S. 32) zuerst die Aufzucht gelang, sah 8—12 Tage nach der Eiablage die Larven ausschlüpfen. Oken (1836, S. 1731), Taschenberg (1877, S. 52), von Fricken (1885, S. 91 und 1888, S. 32), Oudemans (1900, S. 645) und Wanke (1906, S. 310, »in stark der Sonne ausgesetzten Aquarien 11 Tage«) geben — zum Teil vielleicht unter Anlehnung an Rösel — ähnliche Zeiträume an. Die meisten Autoren, die selbst mit *Dytiscus* experimentiert haben, stellten indessen die Dauer der embryonalen Periode auf rund 3 Wochen fest, so Schiödte (1841, S. 404), Lampert (1899, S. 99), Deegener (1900, S. 115), Bade (1902, S. 4), Miall (1912, S. 41) und Balfour-Browne (1913, S. 20). Régimbart (1874, S. 205) hält es für ausgemacht, daß die Embryonen mehrere Monate von den Eihüllen umschlossen bleiben. Burgess-Sopp (1905, S. 50ff.), der sich ausschließlich und eingehend mit dem in mannigfacher Beziehung interessanten *Dytiscus semisulcatus* Müller beschäftigte, gibt an, daß bei dieser Form im April die Embryonalentwicklung in drei Wochen abläuft, im Winter aber die doppelte Zeit in Anspruch nimmt.

Die in den mitgeteilten Zahlen zum Ausdruck kommenden Schwankungen der Entwicklungsdauer fanden in meinen eigenen Resultaten volle Bestätigung. Die großen Differenzen in den Zeitangaben sind nicht auf Beobachtungsfehler der Autoren zurückzuführen, sondern auf die jeweilig verschiedenen Bedingungen, unter denen die Embryonen gehalten wurden.

Unter den die Entwicklungsgeschwindigkeit des Keimlings beeinflussenden Faktoren steht die Temperatur oben an. Bekanntlich besteht ganz allgemein im Reiche des Lebendigen eine äußerst enge Abhängigkeit zwischen vitalen Prozessen und Wärmeschwingungen. Speziell die Wachstumsvorgänge werden durchweg weitgehend von der Temperatur der Umgebung beeinflußt. Nirgends aber treten diese Beziehungen so klar zutage wie bei der Keimentwicklung der Tiere, weil allein hier ein zweiter, das Wachstum in hervorragendem Maße mitbestimmender Faktor, nämlich die Nahrung, in der Rechnung zurücktritt oder ganz in Wegfall kommt. Das letztere ist bei allen frei abgelegten Eiern der Fall, also auch bei den weitaus meisten Insektenkeimen. Somit sind gerade diese zum Studium des Temperatureinflusses ganz besonders geeignet und wiederholt herangezogen worden. Die Resultate der Untersuchungen lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß allgemein die Entwicklungsgeschwindigkeit mit der Temperatur steigt, daß sie bei einem gewissen Minimum zum Stillstand kommt, daß sie ein Optimum besitzt und daß dieses Optimum nicht immer in der Mitte zwischen dem Minimum und dem höchsten Temperaturgrad (Maximum) liegt, den der Keim erträgt. Die drei Kardinalpunkte wechseln nach ihrer Lage in der Temperaturskala mit der untersuchten Spezies.

Diesen Regeln fügt sich auch *Dytiscus* ein. Bei ihm liegt das Minimum wenige Grade über 0°, das Maximum um 30° und das Optimum etwa zwischen 10° und 15°. Eine genauere Präzisierung der Kardinalpunkte ist bislang nicht möglich, da mir keine Apparate zur Erzielung absolut gleichmäßiger Temperatur des Aquarienwassers zur Verfügung stehen.

Der Begriff des Optimum in dem ihm hier beigelegten Sinne bedarf noch einer Erläuterung. Wir verstehen hier unter Optimum nicht die Temperatur, bei der die Entwicklung am schnellsten erfolgt, sondern die Temperatur, bei welcher der Prozentsatz der Embryonen, welche sich zur Larve entwickeln, relativ am größten ist. Die beiden genannten Punkte fallen nämlich wider Erwarten nicht zusammen. Da die Entwicklungsgeschwindigkeit mit steigender Temperatur ständig wächst, liegt der Punkt der schnellsten Entwicklung dem tötlichen Punkt (Maximum) sehr nahe. Bei diesem und schon bei den nur wenig tiefer gelegenen Wärmegraden vollendet aber nur ein kleiner Prozentsatz der Embryonen die Entwicklung: die weitaus meisten entwickeln sich anormal oder gehen vorzeitig ein. Darum ist der Kardinalpunkt »Optimum« hier in etwas andrem Sinne als gemeinhin gefaßt worden. — Temperaturen unter 10° schaden den Embryonen im allgemeinen nicht,

verlangsamen aber die Entwicklung so sehr, daß die Eier leicht anderweitigen schädlichen Einflüssen (Parasiten, Absterben der Pflanze usw.) erliegen. Aus diesem Grunde wurde als Optimum diejenige Temperatur genommen, welche bei relativ größter Entwicklungsgeschwindigkeit relativ am meisten Embryonen zum larvalen Stadium führte.

Im einzelnen[1] sind die Entwicklungszeiten des *Dytiscus*-Eies und die ihnen entsprechenden Temperaturgrade aus der nebenstehenden Kurve Fig. 8 ersichtlich. In dem zugrunde gelegten Koordinatensystem

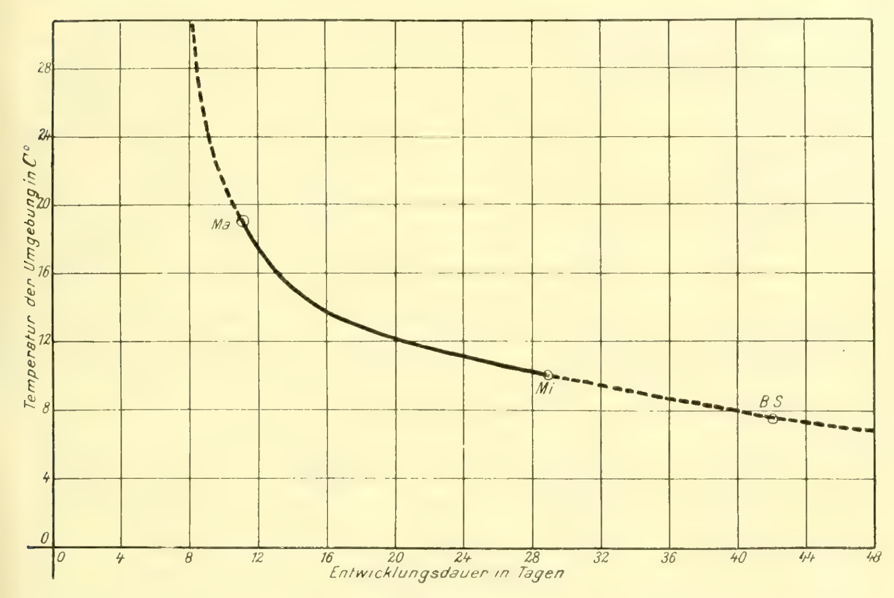


Fig. 8.

Graphische Darstellung der Beziehungen zwischen Temperatur und Entwicklungsdauer des Eies von *Dytiscus*.

sind die Wärmegrade als Ordinaten, die Entwicklungszeiten als Abscissen abgetragen. Man erkennt aus dem Kurvenbild, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit mit steigender Temperatur nicht gleichmäßig, sondern gleichmäßig beschleunigt wächst. Von 7—13° ist die Geschwindigkeitszunahme sehr bedeutend: die Entwicklungsdauer sinkt von 6 Wochen auf etwa 18 Tage. Eine weitere Temperaturerhöhung um wiederum 6° C. setzt die Entwicklungsdauer nur mehr um 7 Tage

[1] Die wesentlichsten Daten sind bereits 1912 von KORSCHELT in seinen Aufsatz »Zur Embryonalentwicklung des *Dytiscus marginalis* L.« aufgenommen worden (S. 511—512).

herab und eine noch weitergehende Verminderung der embryonalen Periode ist nur durch verhältnismäßig viel bedeutendere Wärmezufuhr möglich. Unter 8 Tage dürfte sich die Entwicklungszeit überhaupt nicht hinabdrücken lassen, da die Embryonen vorzeitig eingehen. Die längere Einwirkung einer Temperatur von mehr als 30° wird ihnen unbedingt verhängnisvoll, wenn sie auch vorübergehend auftretend nichts schaden mag. Die Imagines ertragen ganz kurze Zeit selbst Temperaturen von einigen 40°. Der tötliche Punkt scheint bei den Insekten ganz allgemein um 45° zu liegen. So sah SCHEMIGONOW (nach BACHMETJEW, 1907, S. 162—163) auch die Eier von *Ocneria monacha* L. bei 45° sofort absterben, während sie 30° R. (= 37,5° C.) vorübergehend ertrugen.

Eine Verlängerung der Entwicklung über 7 Wochen hinaus dürfte sich durch weitere Temperaturerniedrigung ohne Schädigung der Keime wohl erzielen lassen und auch praktisch in der Natur vorkommen. Die Eier von *Dytiscus semisulcatus* Müller sollen nach BURGESS-SOPP (1905, S. 50ff.) überwintern und dürften dabei Temperaturen bis zu 0° hinab ausgesetzt sein. Es wäre wünschenswert, die Verhältnisse einmal im Laboratorium nachzuprüfen, wozu mir leider die Gelegenheit fehlte. Daß die Entwicklung bei diesen Temperaturen ganz stillsteht, ist nicht ohne weiteres anzunehmen. BALBIANI (nach BACHMETJEW 1907, S. 71) sah *Siphonophora millefolii* sich auch bei 6—7°noch weiter entwickeln. Bekanntlich werden manche Insekteneier nicht einmal durch Temperaturen geschädigt, welche weit unterhalb des Gefrierpunktes des Wassers liegen. SCHEMIGONOW (nach BACHMETJEW 1907, S. 162—163) stellte fest, daß die Eier von *Ocneria monacha* L. ohne Gefahr auf —10° C. abgekühlt werden können. PLATEAU (1872, S. 291) sah die Eier einiger Insekten sogar eine Abkühlung auf —49° überstehen. Mit *Dytiscus* konnten infolge Materialmangels keine Experimente in dieser Richtung angestellt werden. Da die überwinternden Eier von *Dytiscus semisulcatus* aber leicht der Gefahr zeitweisen Einfrierens ausgesetzt sind, ist wohl anzunehmen, daß auch seine Embryonen eine mäßige Abkühlung unter 0° vertragen.

In bezug auf das Bild der Entwicklungskurve sei weiter bemerkt, daß diese nur in dem Bezirk ausgezogen gezeichnet ist, der wiederholter Nachprüfung zugänglich war. Die extremen Partien sind im Bilde gestrichelt wiedergegeben. Der höchste Punkt der Kurve, der sich mit Sicherheit ermitteln ließ, ist der Punkt *Ma*. Er besagt, daß einer Temperatur von 19° eine Entwicklungsdauer von etwa 11 Tagen entspricht. Der entsprechend niedrigste Kurvenpunkt *Mi*, den ich fest-

stellen konnte, liegt zwischen 10 und 11°, wo die Embryonalentwicklung nach 29 Tagen beendet war. Der noch tiefer gelegene Punkt *BS.* entspricht einer Angabe von Burgess-Sopp (1905, S. 51), der am 21. September 1899 abgesetzte Eier von *Dytiscus semisulcatus* nach rund 42 Tagen schlüpfen sah. Die Durchschnittstemperatur wird auf 43° F im Dezember und 41° F im Januar angegeben.

Die am zuverlässigsten bestimmten Kurvenpunkte liegen zwischen 11° und 19° C, da sich im allgemeinen die Temperatur im Laboratorium in diesen Grenzen hielt. Ihr entspricht eine Entwicklungsdauer von 29 bis zu 11 Tagen. Da auch die in der Literatur gemachten Angaben durchweg auf Beobachtungen im Zimmer basieren, ist es erklärlich, daß die Autoren die Embryonalentwicklung durchschnittlich auf drei Wochen bestimmt haben.

Ob indessen auch im Freien die Entwicklung vornehmlich in diesem Zeitraum abläuft, erscheint mir sehr fraglich. Angaben liegen darüber bislang nicht vor, eigene Beobachtungen scheinen mir indessen dafür zu sprechen, daß die Eier, welche in unsren Gräben und Tümpeln zur Ablage kommen, durchschnittlich mindestens doppelt so lange zur Entwicklung brauchen, als die im Aquarium abgesetzten Keime. Die Eiablage beginnt bereits Ende Februar oder Anfang März. Die ersten Larven traf ich im Freien aber immer erst in der zweiten Hälfte des April, 1909 am 22. April, 1910 am 17. April. Das entspräche einer embryonalen Periode von mindestens 4, vielleicht gar 8 Wochen. Wenn man die um diese Jahreszeit noch recht niedrige Durchschnittstemperatur in Betracht zieht, können diese Zahlen nicht weiter überraschen. Die später im Jahr, d. h. im Mai und Juni zur Ablage kommenden Eier treffen höhere Wärmegrade an und werden sich natürlich auch im Freien entsprechend schneller entwickeln. Da die Durchschnittstemperatur unsrer Gewässer aber auch im Juni kaum über 15° steigt, dürfte die zur Entwicklung der *Dytiscus*-Embryonen in unsren Teichen und Tümpeln benötigte Zeit nur ausnahmsweise unter 14 Tage heruntergehen. Im einzelnen sind die Temperaturschwankungen und die lokalen Wärmeunterschiede so groß, daß es gewagt wäre, präzisere Zahlen aufstellen zu wollen. Wir beschränken uns daher auf die Feststellung: die im ersten Frühjahr (Februar, März) zur Ablage kommenden Eier von ***Dytiscus marginalis*** L. benötigen zur Entwicklung 4—6 Wochen und länger, bei den später (April, Mai, Juni) abgesetzten Keimen geht die Entwicklungsdauer bis auf 14 Tage herunter.

Wie *Dytiscus marginalis* verhalten sich auch die Spezies *circum-*

cinctus, dimidiatus und nach den Untersuchungen BURGESS-SOPPS der kleine *Dytiscus semisulcatus*, soweit seine Frühjahrsgelege in Frage kommen. Die von dieser Art im Winter abgelegten Eier dürften unter Umständen mehrere Monate zur Entwicklung benötigen.

Vergleichsweise seien hier die Entwicklungszeiten einiger anderer Käferembryonen angeführt: *Acilius sulcatus* L. braucht bei 15° 14 Tage, bei 21° 6 Tage (nach eigenen Beobachtungen), *Colymbetes fuscus* L. etwa ebensolange (nach eigenen Beobachtungen), *Gyrinus* 3 Wochen (RUPERTSPERGER 1874, S. 441), *Hydrous piceus* L. in kalten Gegenden 20 Tage und mehr (BALFOUR-BROWNE 1910, S. 330), in mäßig kühlen Räumen unter Ausschluß des direkten Sonnenlichtes 12—14 Tage, bei »warmer Witterung« unter Umständen nur 6½ Tage (MIGER 1809, S. 453 und HEIDER 1889, S. 4), *Hydrobius fuscipes* L. im Februar 20 Tage. im April und Mai 14 und im Sommer 13 Tage (BALFOUR-BROWNE 1910, S. 330), *Calosoma sycophanta* im Frühjahr 7—10, im Sommer 3—6 Tage (BURGESS 1911, S. 23), die dänischen Spezies von *Donacia* 8—12 Tage (BÖVING 1910, S. 98), *Agelastica alni* L., der Erlenblattkäfer rund 14 Tage (HENKING 1892, S. 85 ff.), *Coccinella bipunctata* 4—6 Tage (LACORDAIRE 1834, Bd. 1, S. 49 und KIRBY und SPENCE 1828, Bd. III, S. 100—103), *Meloë* 4 Wochen (RUPERTSPERGER 1874, S. 441) und die Leuchtkäfer 5—6 Wochen (ESCHERICH 1914, S. 141). *Spercheus emarginatus*, ein kleiner Hydrophilide mit nur drei Tagen (STEIN 1847, S. 111) dürfte mit die kürzeste Entwicklungsdauer unter den Coleopteren aufweisen, wenn wir von den wenigen lebendig gebärenden Formen, einigen Staphyliniden und *Chrysomela varians* (MEISSNER 1908, S. 73) hier absehen. Die längsten Zeiträume benötigen *Oryctes* (6—8 Wochen nach RUPERTSPERGER l. c.) und die überwinternden Käfereier, von denen indessen bislang nicht viele bekannt geworden sind. (*Galleruca viburni* nach RUPERTSPERGER l. c., einige D y t i s c i d e n — SCHIÖDTE 1840, S. 404 — und unter diesen z. B. die im Herbst abgesetzten Eier von *Dytiscus semisulcatus* Müller.) Im allgemeinen dürfen 8—14 Tage als durchschnittliche Reifezeit der Käfereier angesehen werden (vgl. auch RUPERTSPERGER l. c.).

In den vorstehenden Erörterungen ist die Entwicklungsgeschwindigkeit nur in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur diskutiert worden. Es wäre jedoch verfehlt, in dem Wärmezustand des Mediums den einzigen, die Entwicklung beeinflussenden Faktor zu erblicken. Ganz allgemein wird die Dauer der Embryogenese bei frei abgelegten Eiern auch vom Licht, vom Feuchtigkeitsgehalt des Mediums, vom Atmosphärendruck und von der Menge des dargebotenen Sauerstoffs

beeinflußt. In unsren embryologischen Arbeiten finden diese Faktoren, wenn wir von der modernen experimentellen Schule absehen, im allgemeinen keine, oder nur eine sehr untergeordnete Berücksichtigung. Diese Erscheinung hat darin ihre Berechtigung und ihren Grund, daß die genannten Faktoren an Einfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit hinter der Temperatur weit zurücktreten und außerdem zumeist und unter natürlichen Bedingungen als nahezu konstant angesehen werden dürfen. Im Laufe meiner Studien zeigte sich, daß bei *Dytiscus* diese Regel nicht durchweg Geltung besitzt. Gleichzeitig abgelegte Eier entlassen die Embryonen auch dann nicht an demselben Tage, wenn sie in demselben Aqarium bei derselben Temperatur gehalten werden.

Über die Ursachen dieser Erscheinung ermittelte ich Folgendes:

Von dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist die Entwicklung normaler Weise unabhängig, da die Eier unterhalb des Wasserspiegels in pflanzlichem Gewebe eingebettet liegen. Die Embryonen entwickeln sich aber auch dann normal, wenn sie durch die wachsenden Pflanzenteile früher oder später über den Wasserspiegel hinausgehoben werden (vgl. Wesenberg-Lund 1912, S. 28—29 und Blunck 1913, S. 174—175). Eine Verlängerung der Embryonalperiode scheint damit nicht verbunden zu sein, eher ist mit einer Verkürzung zu rechnen, da die Embryonen durch die Frühjahrssonne an der Luft stärker erwärmt werden, als in dem durch eine hohe spezifische Wärme ausgezeichneten Wasser. Die Luft über dem Wasserspiegel und in der pflanzlichen Eiloge darf als sehr wasserreich, in der Regel wohl als mit Feuchtigkeit gesättigt angesehen werden. Unter diesen Bedingungen nehmen also die Embryonen keinen Schaden, sie gehen aber zugrunde, wenn man die Pflanzen in eine trockene Umgebung versetzt. Die Eier sind an sich dank der Zartheit ihrer Hüllen in keiner Weise gegen das Austrocknen geschützt und sterben, besonders in der Jugend, sofort ab, wenn der Feuchtigkeitsgehalt des Mediums soweit sinkt, daß die Legepflanzen zu welken beginnen. Unter normalen Bedingungen kommt dieses Moment jedoch kaum in Frage.

Die Schwankungen des Atmosphärendrucks scheinen auf die Entwicklung der Keime keinen Einfluß zu haben. Künstlich verstärkter Druck führt im allgemeinen zu Mißbildungen. Bei *Dytiscus* stellte ich keine Experimente in dieser Richtung an.

Licht ist für die Entwicklung der Embryonen des Gelbrands nicht erforderlich. Grüne Strahlen treffen die in die Pflanze versenkten Keime so gut wie überhaupt nicht, wirken auf diese vielleicht sogar

schädlich. Aber auch die übrigen Strahlen des Spektrums lassen sich während der Embryogenese ohne Gefahr ausschalten. Die Entwicklung steht auch des nachts nicht still. Sie verläuft zwar etwas langsamer als am Tage, doch ist die Ursache für diese Erscheinung wohl in der Temperaturdifferenz zu suchen, keinesfalls in dem Fehlen des Sonnenlichts. Ich habe Larven in vollständig verdunkelten Aquarien aus Eiern erzogen, die nur in den Stunden der Ablage, keinesfalls aber länger als 12 Stunden dem Tageslicht ausgesetzt waren. Bemerkenswert ist, daß die Embryonen acht Tage später schlüpften, als die in den unverdunkelten Teilen des Aquariums gehaltenen Eier. Es erscheint mir indessen sehr fraglich, ob diese Verzögerung direkt auf das Fehlen des Sonnenlichtes zurückzuführen ist. Ich möchte sie vielmehr in Beziehung zu dem nunmehr zu erörternden Einfluß des Sauerstoffgehalts des Mediums setzen. Leider lassen sich diese beiden Faktoren nicht wohl trennen, so daß sich in bezug auf die Beziehungen zwischen Lichtschwingungen und Embryogenese zurzeit nur sagen läßt: Licht ist für den normalen Ablauf der Entwicklung nicht erforderlich. Sein Fehlen bewirkt höchstens indirekt eine Verlängerung der embryonalen Periode.

Als der wichtigste unter den die Embryogenese des *Dytiscus* beeinflussenden äußeren Faktoren ist nach meinen Erfahrungen nächst der Temperatur das pflanzliche Gewebe anzusprechen, in das die Eier von den Mutterkäfern versenkt werden. Es ist wahrscheinlich, daß dieser Faktor sich später selbst wieder als komplex erweisen wird. Vor der Hand ermittelte ich folgendes:

Frei abgelegte Eier entwickeln sich auch dann nur sehr unvollkommen und langsam, wenn ihnen im übrigen die günstigsten Lebensbedingungen gestellt werden. Auf sterilisiertem, feinen Sand in täglich erneuertem Wasser ruhende Eier, die in einem hellen Raum der Sonne ausgesetzt sind, also scheinbar sehr glückliche Entwicklungsbedingungen finden, gehen fast ausnahmslos ein. Sie verpilzen und sterben vorzeitig ab. Dieser Umstand vereitelte bis vor kurzem alle Studien zur Embryonalentwicklung von *Dytiscus* (vgl. Deegener 1900, S. 115). Die wenigen, zum Schlüpfen kommenden Embryonen brauchen auch unter den günstigsten Temperaturverhältnissen zum mindesten 20 Tage zur Entwicklung, also doppelt so lange wie die unter sonst gleichen Bedingungen gehaltenen, aber in pflanzliches Gewebe eingebetteten Eier. Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, daß die Pflanze in hohem Grade das Gedeihen des Embryo beeinflußt. Über die Natur der Beziehung zwischen beiden ist damit indessen noch nichts gesagt.

Wir stehen hier erst vor dem eigentlichen Problem und seine Lösung erweist sich als recht schwierig.

Es liegt nahe, auf den durch die Pflanze den Eiern gewährleisteten mechanischen Schutz gegen Feinde hinzuweisen. Seine Existenz wird niemand bestreiten. Er allein kann aber die Erscheinungen der Brutpflege bei *Dytiscus* wohl kaum erklären, ganz abgesehen davon, daß die Eier in ihren Verstecken gar nicht so selten von allerlei Parasiten aufgespürt werden (s. weiter unten). Gegen Régimbarts Auffassung (1875, S. 205), daß die Bedeutung der Pflanze für den Embryo vornehmlich in dem durch sie gewährten Schutz gegen das Austrocknen der Eier läge, habe ich mich bereits an andrer Stelle gewendet (1913, S. 175).

Von vornherein erschien es mir wahrscheinlich, daß die Beziehungen zwischen Ei und Pflanze nicht nur physikalischer, sondern auch chemischer Natur wären, oder, anders ausgedrückt: daß das Ei zu dem Lebensprozeß der Pflanze in Beziehung getreten ist. Für diese Auffassung, der ich bereits in meinem Aufsatz über die Eiablage des *Dytiscus* (1913, S. 176) Ausdruck gab, glaube ich, durch Folgendes einen Wahrscheinlichkeitsbeweis bringen zu können.

Pflanzen, die während der Embryonalentwicklung der ihnen anvertrauten Keime absterben, entlassen in der Regel keine Larven. Die Eier treten zwar in die Entwicklung ein, sterben aber vorzeitig ab.

Die Weibchen vertrauen ihre Eier ausschließlich lebensfrischem, chlorophyllreichem Gewebe an und ziehen junge Triebe älteren vor. Faulendes Holz oder kranke Pflanzen werden entgegen den Angaben Schlömps (1901, S. 16) nie mit Eiern besetzt.

Nur lebendes Pflanzengewebe befördert somit die Entwicklung der Eier und an der Existenz chemischer Beziehungen zwischen Pflanze und Embryo kann nach dem Gesagten wohl kaum mehr gezweifelt werden. Welcher Art ist diese chemische Korrespondenz?

Die Vermutung liegt nahe, daß der durch die Assimilationstätigkeit der Pflanzen freiwerdende Sauerstoff den Stoffwechsel und damit die Entwicklung des Embryo befördert. Diese Auffassung erfährt eine wertvolle Stütze durch die Beobachtung, daß aus der Wirtspflanze herauspräparierte Eier in ihrer Weiterentwicklung nicht gestört werden, wenn man sie gleich wieder in stark assimilierende Fadenalgen, z. B. *Spirogyra* einbettet. Vornehmlich diese Erfahrung bestimmte mich seiner Zeit (1913, S. 177) zu der Aufstellung des Satzes, »daß

die Eier viel mehr auf den von der Pflanze gelieferten Sauerstoff als auf den durch sie gewährten mechanischen Schutz angewiesen sind«. Es wäre indessen verfehlt, mit dieser Feststellung das ganze Problem als gelöst anzusehen. Die Richtigkeit des Satzes ist durch weitere Untersuchungen bestätigt worden. Es hat sich aber gleichzeitig gezeigt, daß die Pflanze auch noch in andrer Weise das Gedeihen des Embryo günstig beeinflußt.

Zur Feststellung dieser Tatsache führte mich ein auf folgende Überlegung hin angestelltes Experiment. War die vorteilhafte Entwicklung der in pflanzliches Gewebe eingebetteten Embryonen allein durch den von der Pflanze gelieferten Sauerstoff bedingt, so mußte bei Unterbindung der Sauerstoffproduktion die weitere Entwicklung in den Eilogen stillstehen, oder doch ebenso ungünstig abschließen, wie bei den frei abgelegten Eiern. Der Assimilationsprozeß und damit die Abgabe von Sauerstoff ist an die Gegenwart von Sonnenlicht gebunden. Um ihn aufzuheben, war es nur nötig, die belegten Pflanzen im Dunkeln zu halten. Es wurde daher ein Aquarium eingerichtet, dessen eine Hälfte durch Schwärzung vollständig verdunkelt war, während die andre Seite dem Licht zugänglich blieb. Als Scheidewand beider Kammern wurde ein mit schwarzem, für Wasser durchlässigen Stoff bekleidetes Drahtnetz eingebaut. Die Dunkelkammer wurde auch von oben durch eine schwarze Glasscheibe abgedichtet, so daß sie praktisch absolut lichtsicher war. Das Aquarium erhielt seinen Stand an einem kühlen, dem direkten Sonnenlicht nicht zugänglichen Fensterplatz. Am 18. März 1913 wurde um 5 Uhr in den verdunkelten Raum eine *Sagittaria chilensis* eingebracht, die in der Nacht vom 17. zum 18. März mit 26 Eiern von *Dytiscus dimidiatus* Bergstr. belegt war. Am 19. März wurde die belichtete Aquariumseite mit einer in der Nacht vom 18. zum 19. mit 40 Eiern derselben Spezies besetzten Staude bepflanzt. Die Temperatur wurde täglich mit einem Maximal-minimal-Thermometer gemessen. Sie schwankte täglich um 1—5° C und betrug im Maximum 15°, im Minimum 10°. Als Durchschnittstemperatur ergab sich 12°. Aus der belichteten Pflanze schlüpften 4 Larven bereits am 4. April, 3 weitere am 5. des Monats, 5 am 6. und die restlichen am 7. April, also nach 17, 18, 19 und 20 Tagen.

Auch in der verdunkelten Pflanze entwickelten sich die Embryonen normal, aber langsamer als in dem hellen Nebenraum. Die ersten Larven (2 Stück) schlüpften erst am 11. April, eine am 12., 2 am 13. usf. Am 17. waren 14 Larven ausgeschlüpft, die übrigen Embryonen abgestorben. Die Dauer der Keimentwicklung betrug

demnach 24, 25, 26 und mehr Tage und somit rund 8 Tage länger, als bei den in der belichteten Pflanze untergebrachten Stücken. Die Wassertemperatur war in beiden Aquarienhälften stets nahezu dieselbe. Da somit außer der Lichtdifferenz, die nach dem oben Gesagten an sich keinen oder nur einen sehr geringen Einfluß auf den Ablauf der Entwicklung hat, alle übrigen Faktoren in beiden Aquarienkammern gleich waren, lassen sich die bei diesem Experiment gewonnenen Resultate dahin zusammenfassen:

Der bei der Assimilation freiwerdende Sauerstoff, also indirekt der Einfluß des Sonnenlichts, steigert die Entwicklungsgeschwindigkeit der in das pflanzliche Gewebe eingebetteten Eier von *Dytiscus*. Die Embryonen können aber auch unter Ausschluß des von der Pflanze gelieferten Sauerstoffs ihre Entwicklung normal beenden. Sie gedeihen unter allen Umständen in lebendem Pflanzengewebe besser als die frei abgelegten Eier. Gehen die Pflanzen während der Verdunkelung ein, — das zeigte ein ergänzender Versuch — so sterben auch die Embryonen ab, die schon in die Entwicklung eingetreten sind. Der Lebensprozeß der Pflanze scheint demnach eine notwendige Bedingung für das Gedeihen der Embryonen zu sein.

Die Natur dieses an das Leben der Pflanze gebundenen, für die normale Entwicklung des Keimes obligaten Faktors blieb mir vollständig rätselhaft, bis ich in diesem Frühjahr die Eiablage des dem Gelbrand nahestehenden Dytisciden *Acilius sulcatus* L. studieren konnte (1913, S. 586—597). Die Eier dieses Käfers gehen wie die von *Dytiscus* ziemlich ausnahmslos zugrunde, wenn sie frei ins Wasser abgelegt werden. Sie gedeihen aber sehr gut, wenn der Käfer Gelegenheit findet, seine Brut an Land in feuchter Atmosphäre abzusetzen. Der Furchenschwimmer legt im Freien seine Eier oberhalb des Wasserspiegels an feuchtem, morschem Holz, in Moospolstern usw. ab. Nach dieser Feststellung lag der Gedanke nahe, den Transport der *Acilius*-Eier an das Land mit der Überführung der *Dytiscus*-Eier in das gasreiche Pflanzengewebe zu vergleichen. In beiden Fällen werden die Eier der direkten Berührung mit dem Wasser entzogen. Sollte in dem Milieuwechsel der entwicklungsfördernde Faktor, den wir mit der Pflanze verbunden sahen, liegen, so mußten dem Einfluß des flüssigen Elements entzogene *Dytiscus*-Eier auch dann in die Embryogenese eintreten, wenn sie nicht in pflanzliche Gewebe eingebettet waren, sofern man nur die übrigen für die normale Entwicklung notwendigen Bedingungen herstellte.

Unter diesen Voraussetzungen angestellte Experimente zeitigten in der Tat einen vollen Erfolg.

Am 17. November 1913 beobachtete ich ein frisch gefangenes Weibchen von *Dytiscus semisulcatus* Müller (*punctulatus* Fabr.) bei der Eiablage. Das Tier setzte innerhalb 2—3 Minuten 2 Eier in einen frischen Trieb von *Acorus calamus* ab. 10 Minuten später wurde die Pflanze präpariert. Sie enthielt 3 Eier, von denen also mindestens 2 erst soeben gelegt waren. Die Eier wurden sorgfältig aus dem pflanzlichen Gewebe herausgelöst, in eine aus 2 Petrischalen gebildete feuchte Kammer auf Fließpapier gelegt und dann bei niedriger Temperatur sich selbst überlassen. Ein Ei ging nach einigen Tagen an einer Pilzinfektion zugrunde, da es wahrscheinlich bei der Präparation ein wenig verletzt wurde. Die beiden restlichen Eier traten alsbald in die Embryogenese ein und entwickelten sich durchaus normal. Die Temperatur betrug vom 17. November bis zum 14. Dezember 8—12° C, am 15. und 16. Dezember $16^1/_2$—22°. Am 16. Dezember entließen die Eier normal ausgebildete und lebenskräftige Larven.

Seither angestellte Versuche der gleichen Art zeitigten durchweg dasselbe Resultat. So entließen von 9 Eiern, die vom 8. zum 9. Dezember 1913 gelegt und spätestens 24 Stunden nach Ablage aus der Pflanze herauspräpariert waren, 5 am 22. Dezember normal entwickelte Larven. Von fünf gleichaltrigen Embryonen, die in den ans Land gebrachten Pflanzen belassen wurden und in derselben Petrischale ihre Entwicklung durchmachten, schlüpften zwei am 22. und am 24. Dezember. Die Temperatur schwankte im Beobachtungsgefäß zwischen 8° und 22° C.

Es darf demnach als sichergestellt gelten, daß die Verhinderung der direkten Berührung des jungen Eies mit dem Wasser eine der notwendigsten Voraussetzungen für den normalen Ablauf der Embryogenese bei *Dytiscus* ist. Das lebende Pflanzengewebe gewährleistet in erster Linie dadurch die Entwicklung der ihm anvertrauten Eier, daß es von diesen das Wasser fernhält. Das chlorophyllreiche Gewebe ist infolge seines Gasreichtums für den Embryo der Luft physiologisch nicht nur gleichwertig, sondern ihr durch seinen größeren Gehalt an Sauerstoff noch überlegen. Der schädigende Einfluß des Wassers auf den Keim scheint darin zu bestehen, daß dieses den Gasaustausch herabsetzt und vorzüglich den Bezug der nötigen Mengen sauerstoffreicher Atemluft unterbindet. Das *Dytiscus*-Ei erstickt im Wasser gerade so wie die von der Luft abgeschnittene Larve und Imago.

Wir dürfen in diesem Verhalten wohl sicherlich ursprüngliche Verhältnisse sehen, Relikte aus der Zeit, wo die Stammformen der Dytisciden noch das Land bewohnten wie heute ihre Verwandten, die Carabiden. Es läßt sich heute noch an rezenten Formen unschwer eine geschlossene Kette der Brutpflegeinstinkte konstruieren, die von den Gewohnheiten der Laufkäfer allmählich zu den weitest abgeleiteten Dytisciden führt.

Die Läufer setzen ihre Eier am Lande ab, unter Steinen, unter Holzstückchen, im Moose usw. Auch einige Dytisciden haben diese Art der Eiablage im Wesentlichen beibehalten. Sie leben im Wasser, begeben sich aber zur Legetätigkeit an das Land und bringen hier an ähnlichen geschützten Plätzen wie die Carabiden ihre Eier unter (*Acilius*). Stärker macht sich der Einfluß des Wasserlebens auf den Brutpflegetrieb bei denjenigen Formen geltend, die ihre Eier bereits unterhalb des Wasserspiegels zur Ablage bringen, sie aber doch noch dadurch wieder dem Wasser entziehen und in gasförmige Atmosphäre versetzen, daß sie ihre Keime in lebendes Pflanzengewebe versenken (*Dytiscus*, *Graphoderes*, *Hydaticus*, *Ilybius fenestratus*, einige *Agabus* spec.). Weiter gehen einige andre Formen, die ihre Brut zwar noch dadurch der sauerstoffreichen Atemluft der Pflanzen nahe zu bringen suchen, daß sie ihre Eier zwischen die frischgrünen Blätter der Vegetationskegel einiger Wasserpflanzen einschieben, sie aber nicht mehr der direkten Berührung mit dem Wasser ganz entziehen (*Agabus undulatus* Schrank). Am stärksten biologisch an den Aufenthalt im Wasser angepaßt zeigen sich die Eier von *Colymbetes* sowie einiger *Agabus*- und *Rhantus*-Arten, die vom Muttertier frei an toten oder lebenden im Wasser schwimmenden pflanzlichen Gegenständen abgesetzt werden. Sie haben sich von der Atmosphäre vollständig emanzipiert.

In dem Kurvenbild (Fig. 8) konnte entsprechend der Wahl des Koordinatensystems die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von dem Lebensprozeß der Pflanze keine Berücksichtigung finden. Die Kurve gibt nur die Beziehungen zwischen Entwicklungsdauer und Temperatur wieder. Um alle übrigen, die Ontogenese beeinflussenden Faktoren als konstant voraussetzen zu dürfen, fanden nur die Keime bei der Zusammenstellung der Entwicklungszeiten Berücksichtigung, welche von der Eiablage bis zum Schlüpfen von lebensfrischem, chlorophyllreichem Pflanzengewebe umschlossen und an dem Licht zugänglichen Plätzen aufgestellt waren. Wenn trozdem die Entwicklungszeiten bei scheinbar gleichen äußeren Bedingungen immer etwas schwanken, so dürfte das, so lange wir nicht innere, die Entwicklungsgeschwindig-

keiten beeinflussende individuelle Faktoren in Rechnung stellen wollen, darin seine Erklärung finden, daß sich eine absolute Konstanz der Bedingungen eben einfach nicht erreichen läßt. Soweit die Variationen die Assimilationstätigkeit der Pflanzen betreffen, bedarf ihre Unvermeidlichkeit keiner Begründung. Es ist aber auch äußerst schwierig, die Temperatur während langer Zeiträume ganz konstant zu halten, und gerade hier beeinflussen bereits geringe Schwankungen das spätere Resultat stark. Temperaturdifferenzen in den verschiedenen Schichten des Aquariumwassers dürften z. B. die Hauptursache für die Erscheinung sein, daß bei einer und derselben Pflanze die Schlüpfzeiten gleichzeitig abgelegter Eier mehrere Tage, ja bis zu einer Woche auseinanderliegen können (vgl. die oben mitgeteilten Zahlen). Es ließ sich dann stets feststellen, daß das Wasser in den unteren Schichten der betreffenden Aquarien ein bis mehrere Grade kühler war als an der Oberfläche. Zur Konstruktion der Kurvenpunkte wurden die Mittelwerte bestimmt.

Zusammenfassend sei am Schluß dieses Kapitels Folgendes bemerkt: Die Dauer der Embryonalentwicklung von *Dytiscus* schwankt zwischen 8 Tagen und mehreren Monaten. Sie ist in erster Linie abhängig von der Temperatur, in zweiter Linie von dem Lebensprozeß der Legepflanze. Besonders bewirkt die Aufhebung des pflanzlichen Assimilationsprozesses eine mehrtägige Verlängerung der Entwicklungsdauer. Wahrscheinlich werden die Entwicklungsvorgänge durch den bei der Assimilation freiwerdenden Sauerstoff befördert. Das Licht beeinflußt die Embryogenese nur indirekt, nämlich durch Aufhebung der Assimilation. Verderblich für den normalen Ablauf der Entwicklungsvorgänge ist, vorzüglich zu Beginn der Embryogenese, die direkte Berührung des Eies mit dem Wasser. Diese wird normaler Weise von dem Käfer durch Einbettung der Eier in frisches pflanzliches Gewebe verhindert. Die Eier entwickeln sich indessen auch dann zu lebenskräftigen Larven, wenn sie frei an der Luft in feuchter Atmosphäre künstlich aufgezogen werden. Allseitig von Wasser umgebene Eier ersticken, wenn nicht künstlich (*Spirogyra*) dem Wasser reichlich Sauerstoff zugeführt wird.

IV. Die Formbildung des Embryo und der Larve.

Wenn auch eine Darstellung der embryonalen Morphogenese in dieser Arbeit nicht beabsichtigt ist, so sollen doch die am lebenden

Ei ohne weiteres erkennbaren Veränderungen, insbesondere die Ausbildung der eigentlichen Larvenform und ihre Ausfärbung hier kurz beschrieben werden, um den Zusammenhang mit den späteren morphologischen Kapiteln dieser Abhandlung herzustellen. An den Oberflächenbildern sichtbar werdende embryologische Details finden nur Erwähnung, soweit sie zur Altersbestimmung des lebenden Embryo dienlich sind. Die Altersangaben beziehen sich auf eine Gesamtentwicklungsdauer von 15 Tagen, die einer Temperatur von 14—15° entspricht.

Die Embryonalentwicklung läßt sich praktisch in vier Perioden einteilen: 1. Die Furchung, 2. die Gastrulation bis zur vollendeten Ausbildung der Embryonalhüllen, 3. die Anlage der Extremitäten bis zum Rückenverschluß und 4. die endgültige Ausgestaltung der Larve. Diese Einteilung erscheint mir darum als gegeben, weil die hier abgegrenzten Entwicklungsabschnitte schärfer als alle übrigen morphologisch von einander geschieden und zum Teil sogar durch eingelagerte Ruhepausen von einander getrennt sind (vgl. Heider, 1889, S. 3). In Rücksicht auf ihre zeitliche Ausdehnung sind die vier genannten Perioden sehr verschiedenartig. Die erste beansprucht keine 24 Stunden, die zweite 2 Tage, die dritte 6 und die vierte und letzte ebenfalls 6 Tage. Der letzte Abschnitt in der Entwicklung wird uns nur hinsichtlich seiner biologischen Eigentümlichkeiten näher beschäftigen.

Die während der **ersten Periode** am lebenden Ei sichtbar werdenden Veränderungen beziehen sich fast ausschließlich auf die Eihüllen und sind bereits besprochen. Das Ei nimmt Wasser auf und gewinnt etwas an Elastizität, ist aber auch dann, wenn die unterm Binocular sichtbar werdenden Furchungskerne in das Keimhautblastem eindringen, noch ziemlich schlaff und zeigt nur ein geringes Längenwachstum. Wir wollen, um ein Maß für die Größenzunahme zu haben, ein Ei zugrunde legen, das bei der Ablage 6,5 mm lang und 1,1 mm breit ist. Der Durchmesser steigt in den ersten Tagen bereits auf 1,5 mm, die Länge nimmt in den ersten 24 Stunden um 0,5 mm zu, bleibt dann aber mehrere Tage nahezu konstant. Der Dotter verändert seine Farbe in der ersten Periode nicht und erscheint in allen Teilen blaßgelb. Gegen Schluß des ersten Tages grenzen sich die Blastodermzellen polygonal gegen einander ab und am Ende der Periode ist der ganze Dotter mit einem durchsichtigen, kleinzelligen Blastoderm bedeckt, in dem sich deutlich die kugeligen Zellkerne abheben.

Die ersten Entwicklungsvorgänge der **zweiten Periode** entziehen sich dem Auge des Beobachters. Das lebende Ei scheint sich 24 Stunden hindurch gar nicht zu verändern. In diese Zeit fallen aber lebhafte

Zellteilungen auf der künftigen Ventralseite des Keimes, die zu einer starken Größenabnahme der Blastodermzellen im Bereich der künftigen Keimscheibe führen. In der ventralen Mittellinie des Eies ist die Zellvermehrung besonders intensiv und läßt eine langgestreckte, nach vorn

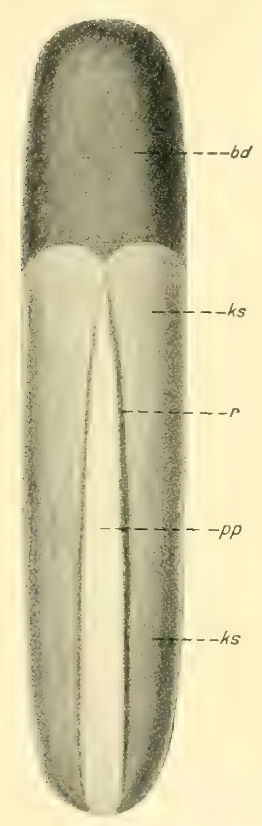


Fig. 9.

Dytiscus-Ei. In der ventralen Mittellinie der Primitivstreif *pp*, der gegen die seitlichen Teile der Keimscheibe *ks* durch die Furchen *r* abgesetzt ist. *bd*, mit Blastoderm bedeckter Dotter. Vergrößerung (wie bei Fig. 10—17). 15 ×.

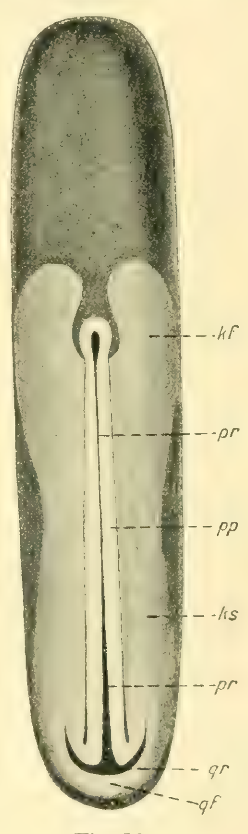


Fig. 10.

Etwas älteres *Dytiscus*-Ei. *kf*, Kopffalte; *qf*, die erste Anlage der Amnionfalten. Davor eine, mit der Primitivrinne *pr* kommunizierende Querrinne *qr*.

sich verjüngende, fast strichförmige, primitive Zellplatte (Primitivplatte) resultieren, die sich gegen die seitlichen Teile der Keimscheibe durch je eine seichte Furche absetzt.

Dieses Stadium ist in der ersten der eine zusammenhängende Serie darstellenden Figuren 9—17 festgehalten worden. Die Abbildungen sind unter möglichster Anlehnung an die Verhältnisse am lebenden

Objekt nach den mir gütigst von Herrn MENZEL zur Verfügung gestellten und nach eigenem frischem und konserviertem Material gezeichnet. Alle Eier sind von der Ventralseite aus gesehen aufgenommen. Der nur vom Blastoderm bedeckte Dotter *bd* wurde durchweg dunkler als die den Keimstreif tragenden Eipartien gehalten. Fig. 9 zeigt in der Mitte

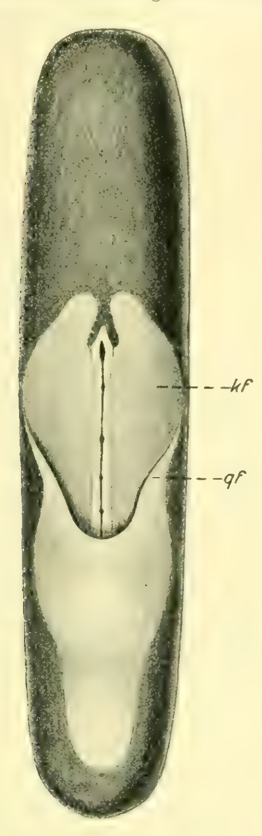


Fig. 11.
Die Amnionfalten *qf* haben den sich verkürzenden Keimstreif zur Hälfte überwachsen.

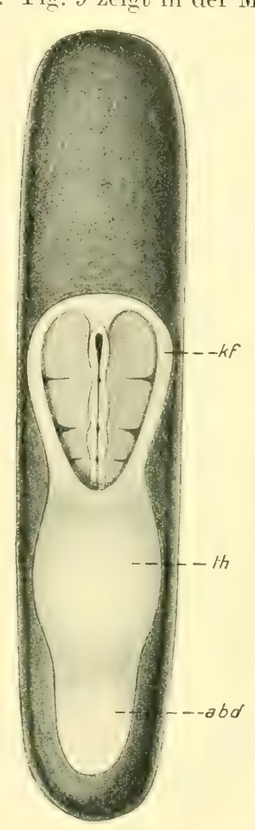


Fig. 12.
Die Amnionfalten umgreifen die Kopffalten *kf*. Am Embryo gliedern sich Thorax *th* und Abdomen *abd* aus.

die weißgehaltene Primitivplatte *pp* und die sie gegen die seitlichen Partien des Keimstreifs *ks* abgrenzenden Rinnen *r*.

Dieses Stadium bleibt nur sehr kurze Zeit erhalten. Sehr bald (Fig. 10) tritt in der Mittellinie des Primitivstreifs *pp* eine schnell sich vertiefende Rinne *pr*, die Primitivrinne auf, die den ganzen Keimstreif in zwei bilateral-symetrisch gleiche Hälften teilt. Bei allen diesen Prozessen ist das Hinterende des Eies dem Vorderende in der Entwicklung

voraus. Primitivstreif und Primitivrinne verstreichen nach den vorderen Partien des Eies zu im Blastoderm und kommen in der Nähe des Vorderpols ebensowenig zur Ausbildung wie der Keimstreif selbst, während sie am hinteren Pol die größte Mächtigkeit gewinnen. Hier führt die Einstülpung zu einem knopfförmig tief in den Dotter vorspringenden Zellpfropf. Im Laufe der weiteren Entwicklung bezieht die sich vertiefende Primitivrinne allmählich das Material der ganzen ursprünglichen Primitivplatte in sich ein, und gleichzeitig grenzt sich der Keimstreif in allen seinen Teilen infolge seiner Durchsichtigkeit schärfer gegen den Dotter ab (vgl. Fig. 10). Die beiden Kopffalten *kf* sind bereits auf diesem Stadium ein wenig gegen die hinteren Partien des Keimstreifs *ks* abgesetzt. Sie fallen auf durch ihre Größe, sind $^1/_3$ so lang wie der ganze Keimstreif aber anfangs nur wenig breiter als dieser und erstrecken sich reichlich über die halbe Peripherie des Eiquerschnittes. Auf diesem Stadium ähnelt die ganze embryonale Anlage sehr einem von Heider für einen etwa gleichaltrigen *Hydrous*-Keim (Tab. I, Fig. 3 *d*) gegebenen Bild, während die jüngeren Stadien der Embryonalentwicklung bei Dytisciden und Hydrophiliden etwas differieren.

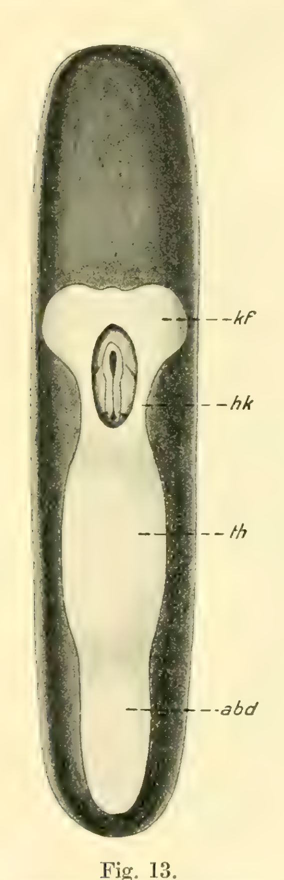


Fig. 13.

Beginnende Längsstreckung des Embryo, fortgeschrittenes Wachstum der Embryonalhüllen und starke Größenreduktion sowie schärfere Abgliederung der Kopflappen *kf* gegen den Thorax *th* durch eine halsartige Einschnürung *hk*.

Noch während der Ausbildung der Primitivrinne und im Zusammenhang mit dieser vollzieht sich die Anlage der Amnionfalten, die von einer hinter dem Schwanzende des Keimstreifs am dritten Entwicklungstage auftretenden quergestellten Falte (Fig. 10 *qf*) ihren Ursprung nehmen. Vor dieser Falte tritt eine tiefe Querrinne auf, die mit der Primitivrinne kommuniziert (*qr*). Die Amnionfalte *qf* entsendet bald, wie bereits in der Fig. 10 zum Ausdruck kommt, zwei den Keimstreif seitlich begrenzende Äste nach vorn zu und überwächst mit erstaunlicher Geschwindigkeit innerhalb weniger Stunden den ganzen Keimstreif (Fig. 11, 12, 13 u. 14). Die nach vorn zu vorgetriebenen

Seitenfalten umgreifen schließlich auch die beiden Kopflappen *kf*, vereinigen sich miteinander (Fig. 12) und die nunmehr von allen Seiten her über den Keimstreif vordringenden Amnionfalten verschmelzen schließlich in der ventralen Mittellinie (Fig. 13) bis auf ein über dem vorderen Ende der hinten bereits zum Rohr geschlossenen Primitivrinne sich erhaltendes Foramen (Fig. 14 *f*).

Eine auf diesem Stadium bei *Dytiscus* ebenso wie bei *Hydrous* (Heider l. c., Tab. I, Fig. 4 u. 5) bereits sehr ausgesprochene Segmentierung des Embryo ist am lebenden Objekt nicht sichtbar, aber in den Figuren 11, 12 und 13 angedeutet.

Gegen das Ende des dritten Tages beginnt die bislang ihre Lage zum Dotter wenig verändernde Keimscheibe, die anfangs $^2/_3$ so lang war wie das Ei, dann aber eine Längen- und Breitenreduktion bis auf reichlich $^1/_2$ der Eilänge erfuhr (vgl. Fig. 9, 10, 11, 12), sich wieder in die Länge zu strecken und dem vorderen Eipol zuzustreben, ohne ihn indessen zu erreichen (Fig. 13 und 14). Gleichzeitig erfolgt eine schärfere Abgliederung der nunmehr halbzirkelförmigen Kopflappen (Fig. 13, 14 *kf*) und eine Breitenreduktion der hinteren Körperpartien (vgl. die Fig. 11, 12, 13). Nur wenig später (Fig. 12, 13, und 14) sondert sich das Abdomen *abd* von dem ein wenig breiteren Thorax *th* und dieser seinerseits durch einen etwas verjüngten Abschnitt, den hinteren Kopfsegmenten (*hk* in Fig. 13 und 14), von den Kopflappen *kf*. Der Embryo liegt jetzt als bereits im Leben deutlich erkennbare flache Scheibe dem gelben Dotter auf. Er erscheint im durchfallenden Licht durchsichtig, im auffallenden Licht weiß. Die ihn überkleidenden Amnionfalten erschweren das Studium nur wenig. Sie sind trotz ihrer Zweischichtigkeit (Amnion und Serosa) nur äußerst dünn und setzen sich aus großen aber flachen Zellen zusammen, die an Durchmesser die Blastodermzellen mehrfach übertreffen.

Endlich schließt sich das Foramen *f* der Amnionfalten über dem primären Kopfsegment und damit ist die zweite Periode in der Embryonalentwicklung beendet. Sie führt demnach vom Blastoderm bis zum segmentierten, von den beiden Hüllen Amnion und Serosa bedeckten Embryo.

Die Segmentierung ist am lebenden Objekt auf diesem Stadium bereits, wenn auch mit einiger Mühe festzustellen, an konservierten Stücken erst nach vorsichtiger Abpräparierung der Embryonalhüllen. Nach einem solchen Präparat wurde Fig. 15 gezeichnet, während Fig. 14 einen gleichaltrigen, noch von der Serosa überkleideten Embryo zeigt. Fig. 15 läßt erkennen, daß bereits der ganze Keimstreif segmentiert

ist. Der Kopf *k* zerfällt in einen vorderen Abschnitt, der durch die Kopflappen *kf* bezeichnet wird und mehrsegmentig sein dürfte und in einen hinteren Teil: das Mandibular- und die beiden Maxillarsegmente. Es folgt der gegen den »Hals« etwas verbreiterte dreisegmentige Thorax (*th*), dem sich das gegen ihn etwas verjüngte Abdomen

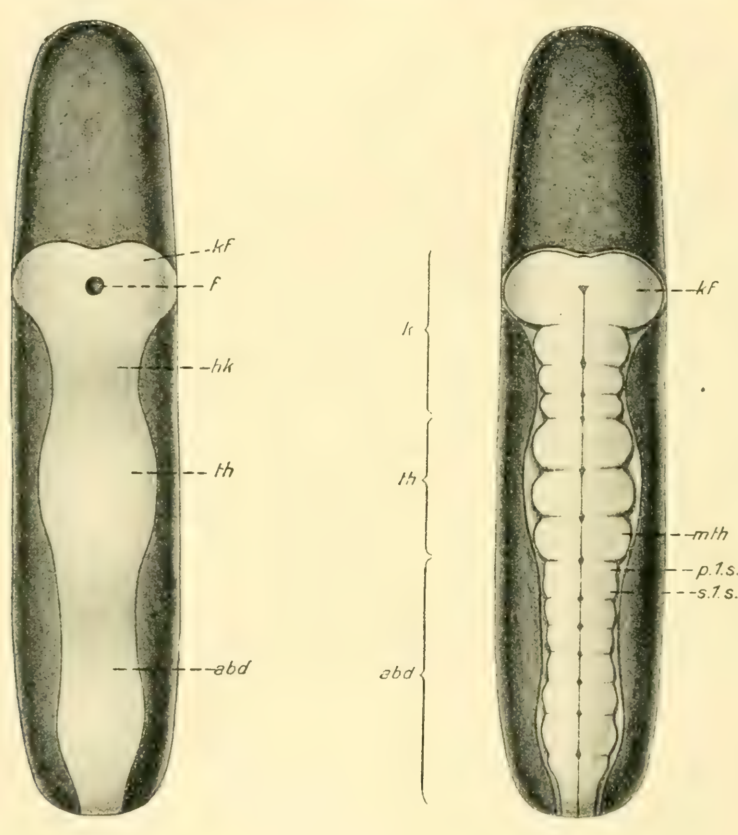


Fig. 14.

Der Embryo umwächst den hinteren Eipol. Embryonalhüllen bis auf das Foramen *f*, geschlossen.

Fig. 15.

Derselbe Embryo wie in Fig. 14 nach Abpräparation der Embryonalhüllen. *k*, Kopf; *th*, Thorax; *abd*, Abdomen; *kf*, Kopflappen; *mth*, Metathorax; *p.1.s.*, primäres erstes Abdominalsegment; *s.1.s.*, sekundäres erstes Abdominalsegment.

(*abd*) anschließt. Seine Segmentzahl beträgt 10—11. Sie ist aus der Figur nicht ersichtlich, da das Schwanzende vom neunten Segment ab dorsal umgeschlagen ist (siehe auch Fig. 14). Diese Erscheinung ist bekanntlich bei Insektenembryonen weit verbreitet, bei andern Formen aber viel auffallender als bei *Dytiscus*, wo sich im Maximum

2—3 Segmente an der dorsalen Verlagerung beteiligen und der Keimstreif sich bereits nach wenigen Stunden wieder ganz auf die Ventralseite zurückzieht (vgl. Fig. 16).

Gewisse sehr häufig auftretende Unregelmäßigkeiten in der Entwicklung, die gerade diese Periode auszeichnen, gleichen sich bis zu ihrem Abschluß zumeist wieder aus und beeinflussen das Schicksal des Keimes nicht ungünstig.

Das Ei hat nunmehr durch weitere Wasseraufnahme bereits eine beträchtliche Elastizität erreicht (Durchmesser 1,5 mm), zeigt aber noch kein bemerkenswertes Längenwachstum (Länge 7,1 mm).

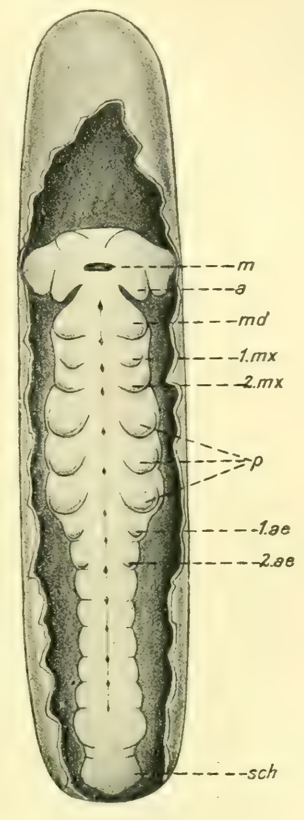


Fig. 16.

Der Embryo beginnt, sich zu verkürzen und sich von den Polen zurückzuziehen. Erste Anlage der Extremitäten. *a*, Antenne; *md*, Mandibel; *1.mx* und *2.mx*, erste und zweite Maxille; *p*, Thoracalbeine; *1.a.e* und *2a.e*, erste und zweite abdominale Extremität. *sch*. Schwanzlappen; *m*, Mund. — Die Serosa ist über dem Keimstreifen aufpräpariert.

Die **dritte Periode** hat erst kürzlich von Korschelt (1912) eine Darstellung gefunden, auf die hier zurückgegriffen werden kann. Sie setzt ein mit dem Auftreten der Extremitäten am vierten Entwicklungstage (Fig. 16). Am lebenden Dytiscidenei werden die Gliedmassen zuerst am Thorax sichtbar, wo sie sich als flache Taschen *p* nach hinten zu ausstülpen. Ihnen folgen bald die knospenförmigen Anhänge des Kopfes, die Antennen *a*, die Mandibeln *md* und zwei Paare Maxillen (*1.mx* und *2.mx*). Alle vier Paare sind in Form und Größe einander anfangs ziemlich ähnlich, divergieren aber mit Ausnahme der von vornherein nach hinten geschlagenen Fühler *a* und gelangen erst später durch eine Drehung um ihren Insertionspunkt in die gleiche Stellung wie diese (Korschelt, Fig. *A*, *B*, *F*, *R* und *S*). Es sei bei dieser Gelegenheit bemerkt, daß die beiden Maxillenpaare des Embryo durchaus denen der Larve und der Imago homolog sind. Diese Feststellung erscheint erwünscht, weil seinerzeit Meinert (1897) seine Hypothese über die Ungleichwertigkeit der embryonalen und larvalen Unterlippe der Käfer gerade

an *Dytiscus* zu beweisen suchte. In jüngster Zeit ist übrigens Mangan erneut auf die Maxillulartheorie zurückgekommen (1912).

Die einzigen deutlich zur Ausbildung kommenden abdominalen Extremitäten treten am 1. und 2. Hinterleibssegment auf und werden etwas später sichtbar als die übrigen Gliedmaßen. Beide erscheinen anfangs, wie alle Extremitäten, als flache nach hinten ausgestülpte Taschen (Fig. 16, 1. *ae* und 2. *ae*). Der Anhang am zweiten Segment ist von Anfang an sehr klein und unbedeutend. Er wird auch bald wieder rückgebildet. Die Extremität am ersten Abdominalsegment bleibt länger erhalten und wird uns später noch weiter beschäftigen.

Ob das »erste« Hinterleibssegment morphologisch wirklich das erste embryonale abdominale Segment ist, möchte ich indessen in Frage stellen. Verschiedentlich gewann ich beim Studium jüngerer, noch extremitätenloser Stadien des *Dytiscus* und klarer noch bei dem ihm nahe verwandten *Acilius* den Eindruck, daß sich zwischen Metathorax *mth* und Abdomen noch ein weiteres Segment (*p. 1. s.*) einschiebt (siehe Fig. 15), das also das eigentliche erste Abdominalsegment darstellen würde. Wir rechnen heute mit primär 11 Abdominalsegmenten bei allen Insektenklassen. Bei Coleopteren, Hemipteren und Dipteren finden sich indessen bei den Imagines nur 10, und Berlese (1909) nimmt daher an, daß das erste abdominale Segment bei diesen Ordnungen rückgebildet ist. Ob diese Auffassung bereits von irgend einer Seite auf Grund ontogenetischer Befunde gestützt ist, ist mir nicht bekannt. Jedenfalls fehlte dieser Beweis bislang unter den Käfern für die Dytisciden. Die Larven dieser Formen besitzen sogar nur neun abdominale Segmente, von denen das erste dem ersten der vorhandenen imaginalen Hinterleibsringe homolog ist, und ich kann auch auf Grund eigener Befunde hinzufügen, daß dieses Segment auch mit dem die abdominalen Extremitäten tragenden Körperring des Embryo identisch ist. Das sogenannte »erste« Segment ist nach Berlese aber das zweite, und es wäre recht interessant, wenn hier während des embryonalen Lebens vorübergehend das primäre erste Segment auftauchen würde. Meine Beobachtung — die übrigens seinerzeit ganz unabhängig von theoretischen Erwägungen registriert wurde — läßt sich nun wohl kaum anders deuten, als daß tatsächlich auf sehr frühen embryonalen Stadien dieses hypothetisch geforderte Segment existiert. Leider läßt sich ein exakter Nachweis sehr schwer erbringen, da das betreffende Segment von Anfang an nur klein ist und schlecht gegen das nächste abdominale Segment *s. 1. s.* abgesetzt bleibt. Es wird auch bereits früh, vor Ausbildung der Extremitäten wieder rückgebildet

oder richtiger gesagt, in den Metathorax eingeschmolzen. Aus diesem Grunde ist hier auch im folgenden an der üblichen Bezeichnung der abdominalen Extremität als »Anhang des ersten Abdominalsegmentes« festgehalten. Streng genommen dürfte es sich nicht um das erste, sondern um das zweite oder um das »sekundär erste« Segment handeln.

Gleichzeitig mit den Extremitäten gliedert sich die anfangs äußerst gliedmaßenähnliche aus zwei ganz getrennten Hälften bestehende »Oberlippe« ab. Wie Fig. 17 erkennen läßt, ist die sogenannte »Oberlippe« auf diesem Stadium eine sehr mächtige Anlage. Ihr späteres Schicksal ist weder bei *Dytiscus* noch bei andern Coleopteren erschöpfend klargestellt. Insbesondere ist es durchaus noch fraglich, ob die Oberlippe« des Embryo der Oberlippe der Imago homolog ist und nicht außerdem noch die Anlage für wichtige andre Organe enthält (vgl. PATTEN, 1889). HEIDER bezeichnet daher die embryonale Oberlippe vorsichtig als »Vorderkopf« und sieht in ihr die gemeinsame Anlage für Oberlippe und Clypeus. Liefert die »Oberlippe« wirklich im Laufe der Ontogenie nur diese beiden ziemlich unbedeutenden Organe, so ist ihre mächtige Ausbildung beim Embryo nur so erklärlich, daß sie bei phylogenetisch älteren Formen eine bedeutendere Rolle spielt. KORSCHELT und HEIDER (S. 792) sprechen die Oberlippe der Insekten als homolog den übrigen Oberlippenbildungen der Arthropoden, speziell der Crustaceen an. Die Paarigkeit der Anlage führte andre Autoren dazu, sie als präorales Extremitätenpaar zu deuten und der ersten Antenne der Crustaceen gleichzusetzen. Ob indessen die Verwandtschaft zwischen Crustaceen und Insekten so eng ist, daß diese Annahme gerechtfertigt ist, kann nach unseren heutigen Kenntnissen zweifelhaft sein. Ohne hier zu dem offenen Problem Stellung nehmen zu wollen, möchte ich einmal auf die

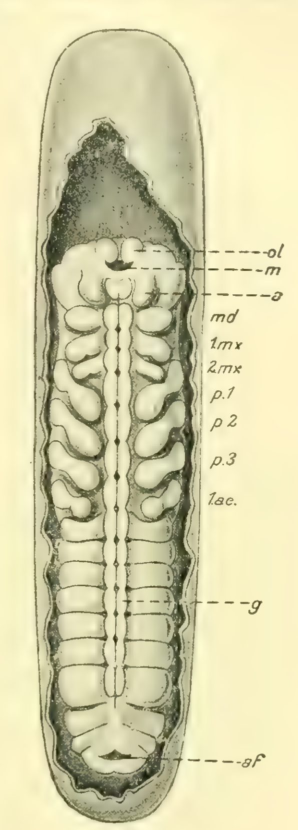


Fig. 17.
Stärkere Längenverkürzung des Embryo unter gleichzeitiger Zunahme der Breite des Keimstreifs. *ol*, Oberlippe; *p.1*, *p.2*, *p.3*, erstes, zweites und drittes Beinpaar; *1.ae*, erste abdominale Extremität; *g*, Ganglien; *af*, After. — Serosa über dem Embryo aufpräpariert.

Ähnlichkeit der embryonalen Oberlippe mit einem Ganglienpaar hinweisen und ferner darauf aufmerksam machen, daß bei den Onychophoren präoral gleichzeitig mit der Extremitätenanlage ein mächtiges paariges Organ auftritt, das als Ganglion + Ventralorgan bezeichnet wird und das auf gewissen Stadien eine überraschende Ähnlichkeit mit der embryonalen Oberlippe des *Dytiscus* besitzt (vgl. Korschelt-Heider, S. 695). Es sei noch bemerkt, daß dieses Organ sich neben und unabhängig von der Oberlippe des *Peripatus* ausbildet.

Unter der »Oberlippe« des *Dytiscus*-Embryo wird bald als tiefe Einstülpung (Fig. 16 und 17 *m*) der Mund sichtbar. Der After fehlt auf dem Stadium der Fig. 16 noch. Frühzeitig, den Extremitäten bald folgend, findet die Anlage der Ganglien statt, die als paarige Knoten längs einer tiefen ventralen Mittellinie sichtbar werden (Fig. 17 *g*) und sich sehr deutlich bis in das achte, zuweilen auch noch in das neunte und zehnte Abdominalsegment verfolgen lassen.

Diese Prozesse sind anfangs von einem weiteren Längenwachstum des Keimstreifens und gleichzeitiger Reduktion der Breite des Abdomens begleitet, bis der Embryo am Ende des vierten Entwicklungstages reichlich $^4/_5$ der Eilänge erreicht hat und mit seinen letzten Segmenten dorsal herumzurücken beginnt (vgl. Fig. 15). Nunmehr kehrt sich indessen der Prozeß um: vom 5. Tag ab verkürzt sich der Keimstreif wieder und nimmt gleichzeitig an Breite und Tiefe zu. Die Verkürzung erfolgt auf Kosten der letzten Abdominalsegmente, vorzüglich des Schwanzlappens *sch*, der vor den letzten Hinterleibsringen durch etwas größere Breite ausgezeichnet ist (vgl. Fig. 16). Die Segmente vom neunten abwärts, welche ursprünglich die Tendenz zeigten, dorsal um den hinteren Eipol herumzurücken und vom Dotter umwachsen zu werden, werden nunmehr wieder eingeschmolzen. Der ganze Keimstreif zieht sich zusammen, und die Folge dieser Kontraktion ist ein Abrücken seiner Enden von den beiden Polen. Während sich der Embryo zusammenzieht, kommen der After (Fig. *17af*) und etwas später auch die Tracheenstigmen als spaltförmige Einsenkungen zur Ausbildung (vgl. Korschelt, Fig. *A* und *B*). Die ursprünglich so mächtigen Kopflappen treten gegenüber dem ganzen Keimstreif nunmehr stärker zurück (siehe Fig. 17). Am Ende des 5. Tages, also nach Ablauf eines Drittels seiner Gesamtentwicklungsdauer hat die Verkürzung des Embryo ein Maximum erreicht. Der Keim ist auf $^2/_3$, zuweilen sogar bis auf die Hälfte der Eilänge reduziert, hat sich der Breite nach ziemlich egalisiert und beginnt nunmehr wieder zu wachsen. In diesem Stadium

schließt die von mir gegebene Figurenserie 9—17 an das jüngste der von KORSCHELT gelieferten Abbildungen (Fig. *A*) an.

Während des 6. und 7. Tages macht sich die Weiterentwicklung des Embryo weniger in dem Auftreten neuer als in der Umgestaltung und Verlagerung der bereits angelegten Organe bemerkbar. Die Thoracalbeine beginnen sich zu segmentieren und in die Länge zu strecken (s. Fig. 18 und KORSCHELT, Fig. *B*), während die erste abdominale Extremität ihre saugnapfförmige Gestalt annimmt (KORSCHELT, Fig. *F*). Die Antennen rücken langsam aus der postoralen in die präorale Lage vor der Oberlippe, die Mandibeln nehmen eine plump keulenförmige Gestalt an. An den ersten Maxillen kommen neben dem Taster die beiden Laden zur Ausbildung und auch die Unterlippe wird zweiästig. Ihre Elemente zeigen bereits die Tendenz, nach der Mittellinie des Körpers zu rücken und sich von den ersten Maxillen in die Mitte nehmen zu lassen. Hinter der Unterlippe gewinnt das erste thoracale Ganglion bedeutende Mächtigkeit und auffallende Ähnlichkeit mit einem Extremitätenpaar (vielleicht die »Maxillulae« MEINERTS), umsomehr, weil die ganze Ganglienkette auf diesem Stadium bereits nach dem Kopf zu sich kontrahiert und die einzelnen Elemente ihre segmentale Zugehörigkeit schwieriger erkennen lassen. Am Kopf wird die Gehirnanlage deutlich. Die Kopflappen erscheinen an Größe noch mehr reduziert. Die anfangs so überraschend deutlichen Tracheenstigmen beginnen, wieder zu verstreichen, ein Umstand, der bereits auf die larvalen Verhältnisse hindeutet. Merkwürdigerweise verschwindet auch das Stigma im achten Abdominalsegment, das bei der Larve allein erhalten bleibt, zeitweilig fast vollständig, obgleich es bei der Anlage alle übrigen embryonalen Stigmen um das doppelte an Größe übertrifft. Wahrscheinlich schließt es sich nicht, sondern wird nur von embryonalen Faltenbildungen verdeckt. Zwischen den Stigmen und den abdominalen Ganglien treten auf diesen



Fig. 18.
Weitere Verkürzung des Keimstreifs. Anlage der Stigmen. Die Oberlippe wird unpaar. Die zweiten Maxillen rücken nach der Mittellinie des Körpers zu und zwischen die ersten Maxillen. Nach KORSCHELT.

Stadien zuweilen sehr deutlich buckelförmige Erhebungen der Segmente auf, die ihrer Lage nach vielleicht als rudimentär bleibende Extremitäten zu deuten sind, aber sehr bald wieder zum Schwinden kommen.



Fig. 19.
Der Embryo beginnt den Dotter zu umwachsen. Die Extremitäten strecken sich stark in die Länge; die erste abdominale Extremität hat Saugnapfform angenommen. Das Hinterende des Körpers beginnt, sich ventral einzuschlagen. Nach KORSCHELT.

Während aller dieser Veränderungen hat der Keimstreif etwas an Breite und Tiefe gewonnen und macht im Ganzen einen kompakteren und gedrungeneren Eindruck als zu Beginn der Periode (siehe Fig. 17 und 18). Das Ei hat bereits bedeutend an Elastizität gewonnen. Es läßt sich leicht ohne Verletzung aus dem pflanzlichen Gewebe herauspräparieren, transportieren, zeichnen, wieder einbetten usf., ohne abzusterben.

Während des achten Tages (Fig. 19) bekundet sich das Fortschreiten der Entwicklung vornehmlich in der sich vollziehenden schärferen Abgliederung des Kopfes, dem Wachstum der Extremitäten und der zunehmenden Verbreiterung des Keimstreifs. Durch eine vom Vorderende her vordringende Falte macht sich der Kopf unabhängiger vom Dotter und beugt sich etwas dem Thorax zu. An seinen Seitenlappen treten die im Zusammenhang mit ectodermalen Einstülpungen entstehenden Augen auf, die sich bald bräunlich pigmentieren (vgl. WANKE, 1906, S. 310). Die Anhänge des Kopfes beginnen sich zu strecken, die Antennen sind bereits mit ihrer Basis zwischen Oberlippe und Augenwulst dorsal herumgerückt und übertreffen die nunmehr zu spitzen Dornen sich ausziehenden Mandibeln an Länge. Die Taster der Maxillen sind gewachsen, ihre Laden aber reduziert worden. Von beiden bleibt bei der Larve nur ein kleiner Sinnesdorn erhalten. Die beiden Hälften der Unterlippe haben sich mit ihrer Basis vereinigt und das ganze Gebilde ist zwischen Maxillen und Mandibeln nach vorne gewandert (KORSCHELT, Fig. *R*). Dadurch werden die Ganglien des Kopfes verdeckt. Auch die Thoracalbeine legen sich unter rasch fortschreitendem

Längenwachstum mit ihren distalen Segmenten in der ventralen Mittellinie aneinander und entziehen die Ganglienkette dem Auge des Beobachters. Das dritte Beinpaar ist bereits bis zum Hinterrand des vierten abdominalen Segments vorgedrungen (Fig. 19). Wie am Vorderende des Körpers, so macht sich auch bei den letzten Leibesringen eine anfangs nur schwache, aber bald sehr ausgesprochene Neigung bemerkbar, sich ventral einzuschlagen (siehe Fig. 19). Anfangs zeigen sich nur das neunte und zehnte Segment von dieser Bewegung ergriffen, das elfte Segment ist bereits geschwunden, wenn wir nicht einen über dem neunten und zehnten Segment in der Mittellinie hinziehenden Kamm (Korschelt, Fig. *R*) als sein Rudiment anzusprechen haben. Die Längenausdehnung ist auch jetzt noch immer recht gering (Fig. 19). Sie beträgt nur reichlich $^2/_3$ des ganzen Eies und die Augen befinden sich noch 2—3 mm vom vorderen Pol entfernt. Die Lage der Augen ist in der Folge eins der sichersten Kriterien für die Altersbestimmung des Embryo. Während somit der Embryo auch am achten Lebenstage vom vorderen Eipol noch durch eine breite Dotterzone getrennt bleibt, hat er sich dem hinteren Pol wieder stark genähert und beginnt, ihn zu umgreifen.

Hier macht sich auch zuerst der zum Abschluß der dritten embryonalen Periode führende Prozeß, die Dotterumwachsung, bemerkbar. Wir stellten fest, daß der Embryo am zweiten Entwicklungstage als eine flache Scheibe an der Ventralseite des Eies angelegt wurde und wir sahen dieses Verhältnis zum Nährmaterial des Eies bislang im wesentlichen erhalten bleiben. Nahezu $^2/_3$ der Gesamtentwicklungszeit hindurch macht die Bewältigung des Dotters durch den Keim keine merklichen Fortschritte. Erst am achten Tage, dann aber auch mit ziemlicher Energie setzen Wachstumsvorgänge ein, die den Embryo zu einer den Dotter beherrschenden Stellung führen. Sie bestehen im wesentlichen in einem Auswachsen der Randpartien des Keimstreifs. Der Keimstreif verbreitert sich also. Seine Seitenteile streben, den Dotter zu umwachsen und schließlich in der dorsalen Mittellinie zu verschmelzen. Im einzelnen gestalten sich diese Prozesse recht kompliziert, lassen sich nur an konservierten Stücken genauer studieren und interessieren uns daher hier weniger. Am lebenden Ei machen sich die Wachstumsvorgänge durch eine fortschreitende Aufhellung der Seitenteile des Eies bemerkbar: Der Dotter wird von der Oberfläche abgedrängt, in das Innere des Keimes verlagert, an Masse jetzt schnell reduziert und dem Mitteldarm einverleibt.

Unterdessen und in engstem Zusammenhang mit diesem Verwach-

sungsprozeß vollzieht sich eine weitere, sehr bedeutende Umwälzung am Keim, nämlich das Reißen der Embryonalhäute[1]. Dieser für das Verständnis der Lagebeziehungen am Keim sehr bedeutsame Vorgang wird vornehmlich durch zweierlei bedingt: erstens durch die wachsende Volumenzunahme des Eies und dann durch den Umwachsungsprozeß selbst. Wir hatten gesehen, daß bereits während der beiden ersten embryonalen Perioden das Ei einen Inhaltszuwachs erfuhr. Die fortgesetzte Wasseraufnahme führte anfangs nur zu einer prallen Auffüllung des Eiinhaltes, später aber auch zu einer Dehnung der Eihüllen. Während das Chorion im Laufe des zweiten Drittels der Entwicklung gesprengt wird (siehe oben S. 91), hält die elastische Dotterhaut während der ganzen Embryogenese dem wachsenden Druck stand, wahrscheinlich nicht zuletzt deshalb, weil ihre Wandung fortgesetzt von der Serosa aus durch Secretion einer chitinartigen, geschichteten Masse verstärkt wird. Fig. 7 dient zur Veranschaulichung dieses eigentümlichen Verhaltens. Das betreffende Ei steht kurz hinter dem Reißen der Embryonalhäute. Gezeichnet ist ein Medianschnitt durch den Vorderpol. Hier ist nämlich die sezernierende Tätigkeit der Serosa am intensivsten, während sie nach hinten zu, und zwar besonders an der Ventralseite (in der Figur rechts), stark abnimmt. Das Chorion ist bereits abgesprengt. Zwischen Serosa (*s*) und primäre Dotterhaut (prim. *D.*) schieben sich die von der Serosa abgeschiedenen sekundären Dotterhautlamellen (sek. *D.*) ein. Die Anordnung der Lamellen läßt an ihrer Abkunft von der Serosa gar keinen Zweifel. Man beachte besonders die in die sekundären Dotterhautlamellen eindringenden Plasmafortsätze der Serosazellen und die ihnen entsprechende Schichtung der chitinösen Substanz. Im Eiinnern liegen einige Dotterinseln (*di*) mit ihrem centralen Zellkern (*k*), zu denen die Dotterschollen auf diesem Stadium bereits zusammengeschlossen sind. Von den Autoren ist die Beteiligung der Serosa an der Produktion der Keimhüllen bei *Dytiscus* bislang nicht beachtet worden, ohne daß darum die hier beschriebene Erscheinung als ein Ausnahmefall anzusprechen wäre. Graber registrierte bereits 1878 (S. 639—640), daß an Schmetterlingseiern »aber auch sonst (*Pyrrhocoris*)« die »Hüllzone des Blastoderms« nach erfolgter Vereinigung der Ventralfalten einer Cuticula abscheidet, die im Aussehen an die Dotterhaut erinnert (s. a. Graber 1888).

Während die Dotterhaut dem wachsenden Druck des Eies stand-

[1] Auch bei *Hydrobius fuscipes* L., der seine Embryonalentwicklung in durchschnittlich 14 Tagen durchläuft, findet nach Balfour-Browne (1910, S. 328) das Zerreißen der Embryonalhüllen am 8. Tage statt.

hält, müssen ihm Amnion und Serosa weichen. Beide sind zelliger Natur und reißen, wenn sie nicht der Zunahme des Eivolumens durch Wachstumsprozesse begegnen. Bis zum Ende des zweiten Entwicklungsdrittels ist die Größenzunahme des Eies gering. Die Eilänge steigt um etwa 0,6, der Durchmesser nur um 0,4 mm. Dann aber tritt in diesem Vorgang eine Beschleunigung ein. Die Serosa legt sich immer dichter dem Keimstreif an und reißt schließlich in der ventralen Mittellinie. Früher schon, aber aus andern Ursachen, kommt auch eine Zerstörung des Amnion zustande. Das Amnion ist lateral mit den Rändern des Keimstreifs verwachsen. Bei der Umwachsung vergrößert sich die Entfernung der Seitenränder. Das Amnion wird zunächst straff gespannt und dann gesprengt. Da das Amnion bei *Dytiscus* indessen von Anfang an nur eine sehr zarte Membran darstellt, ist dieser schon ziemlich früh einsetzende Prozeß weniger bedeutungsvoll als die an der Serosa vorgehenden Veränderungen. Bei *Hydrous* (Heider) gehen beide Embryonalhäute am Rißrande eine innige Verbindung ein und bilden nun wieder eine einheitliche Membran, die an den Rändern mit dem Keimstreifen in Konnex steht. Das Bild, das ein Querschnitt auf diesem Stadium liefern würde, wäre ganz ähnlich wie ein kurz vor dem Verschluß der Embryonalhüllen zu Beginn der Entwicklung angefertigter Querschnitt, und der jetzt einsetzende Prozeß ist invers zu dem, der zur Ausbildung der Hüllen führte: beide weichen nämlich seitlich nach dem Rücken auseinander, und der Keimstreif liegt wieder, wie bei seinem ersten Auftreten am zweiten Entwicklungstage unmittelbar unter der Dotterhaut.

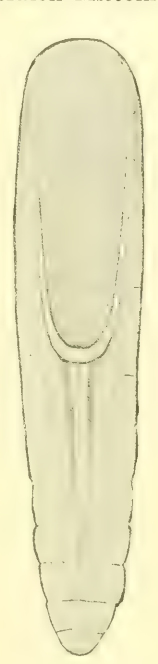


Fig. 20.
Etwas älterer Embryo vom Rücken gesehen. Zur Erläuterung des Dorsalorgans und des Rückenschlusses. Nach Korschelt.

Am 9. Tage vollzieht sich die Ausbildung des sogenannten »Dorsalorgans« (Fig. 20. Siehe auch Korschelt, Fig. $U_{1, 2, 3}$). Dieser Apparat stellt im wesentlichen eine nach vorn sich verbreiternde ectodermale Verdickung in der Medianlinie des Rückens dar, die sich von der hierher zurückweichenden Serosa ableitet und in ihrem ganzen Habitus auffällig an das Bild des Keimstreifs kurz vor Verschluß seiner Embryonalhüllen erinnert. Am lebenden Embryo erscheint das Dorsalorgan als eine aufgehellte flache Rinne im Dotter, die von den Seitenteilen des

Keimstreifs durch eine langsam sich verschmälernde Dotterzone getrennt ist (vgl. KORSCHELT U_3). Im einzelnen lassen sich die am Dorsalorgan vorgehenden sehr merkwürdigen Verlagerungen im Leben nicht verfolgen, und ich beschränke mich daher auf die Bemerkung, daß schließlich der ganze Apparat durch einen Einstülpungsprozeß in das Innere des Dotters verlagert wird. Der sehr deutliche Invaginationsporus verschiebt sich dabei unter ständiger Reduktion seines Durchmessers von hinten her nach dem Vorderende des Embryo zu. Unterdessen engen die vordringenden Seitenteile des Keimstreifs die noch freiliegende Dotterzone immer mehr ein, überwachsen sie schließlich ganz und verschmelzen von hinten nach vorn fortschreitend in der dorsalen Mittellinie (siehe Fig. 20). Diesem Prozeß geht die Ausbildung des Herzens parallel, das in der gleichen Stunde seine Funktion beginnt, wo sich die Rückennaht des Embryo schließt.

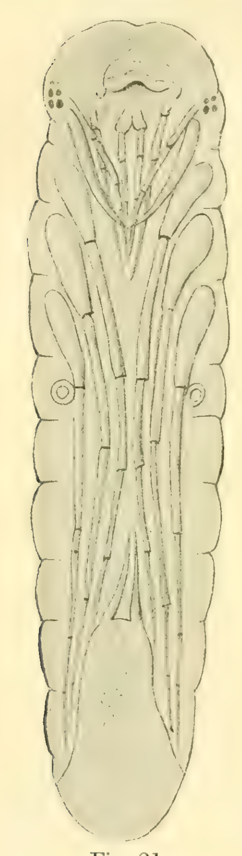


Fig. 21.
Ventralansicht eines reifen Embryo. Nach KORSCHELT.

Während dieser weitgehenden Umwälzungen auf der Rückenseite haben sich an den ventralen Partien weniger bedeutsame Veränderungen vollzogen (Fig. 21). Sie bestehen im wesentlichen im weiteren Auswachsen der Extremitäten — das dritte Beinpaar erreicht jetzt bereits den Hinterrand des siebenten abdominalen Segments — und in dem Fortschreiten der Längsstreckung des Keims. Die die Lage des Kopfes bezeichnenden Augen, in denen die Pigmentablagerung weitere Fortschritte gemacht hat, sind nur noch 1,5 mm vom vorderen Eipol entfernt. Das Schwanzende des Keimes ist stärker ventral eingeschlagen, die Umschlagsstelle fällt in das achte Segment, das am 9. Tage überraschend schnell die übrigen abdominalen Segmente im Längenwachstum überholt und die gleichzeitig auswachsenden beiden Styli mit nach vorn nimmt (KORSCHELT, Fig. *T*, *V* und *W*). Zwischen den in der Anlage knopfförmigen Styli (KORSCHELT, Fig. *S*) ist anfangs noch der von uns weiter oben als »Kamm« bezeichnete Rest der letzten Abdominalsegmente sichtbar (KORSCHELT, Fig. *R*), der aber bald zwischen den Styli verschwindet, um später stark umgebildet das rudimentäre, soge-

nannte »neunte Segment« der Larve abzugeben. Am Ende des 9. Tages sind die Spitzen der Styli bereits zwischen die ihnen entgegenwachsenden Beine eingedrungen und reichen bis zum 4. Hinterleibsring.

Im ganzen betrachtet kommt also die Ausgestaltung der äußeren Larvenform mit dem neunten Tage zu einem gewissen Abschluß. Alle Eigenbewegungen des Embryo fehlen aber noch. Sie setzen erst am 10. Tage ein, und damit betreten wir die vierte und letzte Entwicklungsperiode des Embryo. Bevor wir uns indessen dieser zuwenden, möchte ich hier einige Betrachtungen über die bereits mehrfach erwähnte abdominale Extremität (Fig. 16, 17, 18, 19 und 21) einschalten, die mir geeignet erscheinen, Licht in die bisher ganz rätselhafte biologische Bedeutung dieses Organs zu bringen.

Nach der eingehenden Untersuchung der Genese und Histologie der ersten Abdominalextremität durch Korschelt (1912, S. 513—521), darf man die drüsige Natur dieses Organs wohl für sichergestellt halten, umsomehr als mir gelungen ist, die von Korschelt offen gelassene Frage, ob die in dem Drüsenbecher sich ansammelnde Masse Secret oder eine cuticulare Bildung ist (vgl. S. 517), im ersteren Sinne zu entscheiden[1]. Welche Funktion erfüllt dieses Secret? Korschelt (l. c. S. 519) äußerte bereits: »Möglicherweise handelt es sich um eine längere Zeit währende Produktion eines in die Amnionhöhle abgegebenen Secrets, welches die Oberfläche des Embryos geschmeidig zu erhalten hat oder ihm sonst von Nutzen ist«. Diese Vermutung hat sich nach meinen Befunden bestätigt. Ich kann meine Resultate vorweg dahin zusammenfassen: Die Aufgabe des von der ersten Abdominalextremität gelieferten Secrets besteht darin, die Oberfläche des Embryo geschmeidig zu erhalten und schließlich noch das Ausschlüpfen der Larve zu erleichtern. Das von der umgebildeten Extremität des Keimlings produzierte Secret wäre somit durchaus dem Produkt der Versonschen Drüsen gleichzusetzen, welches die larvalen Häutungsprozesse befördert. Solange die Embryonalhäute noch intakt sind, ist der Keimstreif genügend geschützt. Ein von den Embryonalhüllen in die Amnionhöhle abgegebenes Secret (vgl. Carrière 1891, S. 123, Anm.) mag auch bei *Dytiscus* wie bei andern Insekten der Oberfläche des Keimstreifes

[1] Es sei beiläufig bemerkt, daß Nusbaum für *Meloe proscarabaeus* Marsham bereits vor langer Zeit (1890, S. 512) den flüssigen Zustand des Secrets der Abdominalanhänge am ersten Segment nachgewiesen hat. Er sah in dem Drüsenbecher ein »homogenes, klebriges Secret« sich ansammeln, »das allmählich nach außen in ansehnlicher Menge hervorquillt«.

während seiner Dilatationen und Kontraktionen die nötige Nachgiebigkeit verleihen. Nach dem Zerreißen von Amnion und Serosa kommt die Produktion dieses Secrets in Wegfall. Gerade jetzt scheint mir der Embryo aber eines ihn umkleidenden Schmiermittels besonders bedürftig. Der Keimstreif kommt durch den Fortfall des Schutzes durch die Embryonalhüllen in direkten Kontakt mit der resistenten Dotterhaut und läuft Gefahr, sich bei den nunmehr infolge des Umwachsungsprozesses ganz besonders regen Lageveränderungen an der Eihülle zu reiben und Schaden zu nehmen. Es ist wohl kaum dem Zufall zuzuschreiben, daß gerade in diesem Moment die abdominale Extremität ihre sezernierende Tätigkeit beginnt, daß sie diese, wie wir weiter unten (vierte Periode) sehen werden, während des ganzen restlichen embryonalen Lebens fortsetzt und daß sie in der gleichen Stunde verschwindet, wo die junge Larve die Hülle verläßt. An der Existenz eines die Geschmeidigkeit des Embryos garantierenden Schmiermittels kann kein Zweifel sein. Noch die ausschlüpfenden Larven sind mit einer fettartigen Masse bedeckt, die nur zum Teil auf die jetzt bereits funktionierenden einzelligen larvalen Hautdrüsen zurückzuführen sein dürfte. Bei *Acilius*, dem bereits mehrfach erwähnten Verwandten von *Dytiscus*, konnte ich nach dem Schlüpfen in der leeren Dotterhaut eine ähnliche fettartige gelbe Substanz nachweisen. Fraglich ist indessen natürlich zunächst, ob diese Masse auch wirklich von der abdominalen Drüse geliefert ist. Ich meine, wir dürfen dieser Ansicht nach dem Gesagten wohl zuneigen. Sichergestellt ist, daß die abdominale Extremität ein drüsiges Produkt sezerniert, sichergestellt auch, daß dieses Secret in die Amnionhöhle und später in den Raum zwischen Embryo und Dotterhaut entleert wird. Hinzu kommt ferner, daß uns außer den genannten keine embryonalen Hautdrüsen bekannt geworden sind, die für die Produktion dieser Substanz in Betracht kommen könnten[1]

---

[1] Ich möchte bei dieser Gelegenheit darauf aufmerksam machen, daß an den drei Thoracalbeinen an der Basis des Coxalgliedes etwas später als an der ersten abdominalen Extremität ebenfalls sehr deutliche, aber kleinere napfförmige Vertiefungen auftauchen, die vielleicht ebenfalls drüsiger Natur und der abdominalen Drüse gleichwertige Gebilde sind. Auch diese Organe verschwinden beim Übergang in das Larvenstadium. Unsre ungenügende Kenntnis verbietet natürlich, hier von vornherein von einer Homologie zu den Coxaldrüsen der Arachnoideen zu sprechen. Immerhin muß die gemeinsame Lage und der Umstand auffallen, daß auch bei den Spinnentieren die Drüsen nur während des Embryonallebens zu funktionieren scheinen. Ziemlich sicher dürfen wir aber die hier in Rede stehenden Gebilde mit den »Blutkiemen« der Apterygoten homologisieren, die nach Haase (1889, S. 331—435) ebenfalls von Abdominalextremi-

und daß trotz der zahlreichen, gerade auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen bislang niemand in der Lage war, eine plausible Erklärung für die Bedeutung des abdominalen Organs zu geben. Die von Selis Longchamps (1904) aufgestellte Hypothese erachte ich durch Korschelts Einwände (1912, S. 518—519) für widerlegt. Eine Suspension des Embryo an seinen Hüllen durch die als Haftapparat gedeutete Extremität kann wohl schon deshalb nicht in Frage kommen, weil die Embryonalhüllen sehr bald und gerade dann zerreißen, wenn das Organ den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht. Eine Verbindung mit der Dotterhaut kann aber der Drüsenbecher gar nicht eingehen, weil er von dieser durch die ihn halbwegs überdeckenden Thoracalbeine getrennt bleibt. Selys Longchamps hat allerdings auch bereits die Vermutung geäußert, daß das Organ für das Ausschlüpfen der Larve Bedeutung haben könne. Er stellt sich das Verhältnis aber so vor, daß das von der Drüse gelieferte Secret eine Auflösung der Embryonalhüllen bewirkt. Ganz abgesehen davon, daß es sehr auffallend wäre, wenn das Secret die Amnionzellen zerstören und die histologisch gleichwertigen ectodermalen Zellen des Keimstreifs verschonen würde: nach den Untersuchungen der Autoren werden die embryonalen Hüllen gar nicht zerstört, sondern, wie wir sahen, durch einen Wachstumsprozeß von dem Keimstreif zurückgezogen. Auch eine Auflösung der Dotterhaut durch den Embryo findet nicht statt. Die membrana vitellina springt vielmehr, wie wir noch zu erörtern haben werden, in der dorsalen Mittellinie am Vorderende des Körpers auf, also an einer Stelle, die das Abdominalorgan am wenigsten leicht beeinflussen kann.

Ich hätte mich trotz allem nicht zur Äußerung meiner Auffassung von der Bedeutung des abdominalen Anhangs veranlaßt gesehen, wenn dieser bei *Dytiscus* allein auftreten würde. Das ist indessen nicht der Fall. Carrière (S. 125—126) und Wheeler (S. 81—140) stellten bereits 1891/92 eine größere Anzahl von Insekten aus den verschiedensten Ordnungen zusammen, bei denen drüsige Abdominalextremitäten gefunden wurden. Zu diesen gehören auch fast alle daraufhin untersuchten Käfer (außer den Dytisciden die Hydrophiliden [vgl. Kowalevski 1871 und Heider 1889]), Scarabäiden, Meloiden und Tenebrioniden). Bei allen diesen Käfern, nach Wheeler (S. 112) sogar allgemein bei allen mit Abdominalanhängen ausgerüsteten Insekten, erreichen diese Organe ihre größte Ausbildung während der Umwandlung des Keimstreifs. Es darf wohl angenommen werden, daß die Organe bei allen diesen

täten (»Coxaldrüsen«!) abzuleiten sind und wahrscheinlich ursprünglich auch drüsigen Charakter besaßen.

Formen die gleiche Funktion erfüllen (Ausnahme *Melolontha*?) und nach dem Gesagten halte ich mich für berechtigt, meine Auffassung dahin zu verallgemeinern: Die von den Extremitäten abzuleitenden Anhänge des ersten Abdominalsegments der Käferembryonen haben, soweit sie drüsigen Bau besitzen, die Aufgabe, ein Secret zu produzieren, das sich in den Raum zwischen Embryo und Eihüllen ergießt und ein Schmiermittel abgibt, welches dem Keim die für die Wachstumsverlagerungen und später für den Schlüpfprozeß nötige Geschmeidigkeit verleiht.

Während der dritten embryonalen Periode sahen wir die Ausbildung der äußeren Form zu einem gewissen Abschluß gelangen. Der **vierte und letzte Abschnitt** der Entwicklung ist vornehmlich der Gestaltung der inneren Organe, die uns hier weniger interessieren, gewidmet, ferner der schärferen Gliederung des Körpers und seiner Anhangsorgane, der Anlage der cuticularen Bildungen wie Chitinpanzer und Körperhaare und, damit im Zusammenhang, der Ausfärbung und Pigmentierung der Cuticulaorgane. Dazu gesellen sich die ersten Eigenbewegungen des Tieres, auf die hier, dem biologischen Charakter der Arbeit entsprechend, besonders hingewiesen sei.

Bereits gegen Ende des 9. Tages stellen sich als erste Lebensäußerungen des Embryo Kontraktionen des Rückengefäßes ein, die sehr bald rhythmisch und kontinuierlich werden. Die Herzwand selbst ist nur schwierig und nicht in allen Teilen sichtbar, umso besser aber der Effekt ihrer Bewegung in Gestalt kontinuierlicher Wellen, die am hinteren Eipol beginnen, am Rücken des Embryo hinauflaufen und den ganzen, nunmehr bereits dem Mitteldarm einverleibten gelben Dotter in schwingende Bewegung versetzen. Auch bei den Embryonen andrer Insekten ist der Herzschlag zuweilen sehr in die Augen fallend. So beobachtete Swammerdam bereits im 17. Jahrhundert die Pulsationen des Rückengefäßes am Ei von *Oryctes nasicornis*. Wie bei Imago und Larve, so ist auch beim Embryo die Zahl der Kontraktionen und ihre Energie in hohem Maße abhängig von der Temperatur. Ich zählte bei einem Embryo, der 5 Tage vor dem Schlüpfen stand, 48 Schläge in der Minute bei $16^1/_2$° C; bei demselben Individuum führte das Herz am Tage vor dem Ausschlüpfen, als die Temperatur auf 13° C sank, nur 20 Schläge in derselben Zeitspanne aus.

Wenn die Herzschläge einsetzen, ist die Rückennaht in den thoracalen Regionen noch gar nicht geschlossen, die Dotterbewältigung also

kaum beendet und der Embryo noch nicht bis zum vorderen Eipol vorgedrungen. Die Entfernung der Augen vom Eischeitel beträgt immer noch 1—1,5 mm. Im Laufe des zehnten Entwicklungstages streckt sich aber der Keim bedeutend und vergrößert gleichzeitig sein Volumen. Der sich immer mehr ventral einkrümmende und durch eine tiefe Halsfurche vom Thorax absetzende Kopf erreicht mit seinem Scheitel den Vorderpol des Eies und nimmt die nunmehr bereits tiefschwarzen Augen um nahezu 1 mm mit nach vorn, sodaß sie in 0,8 mm Entfernung vom Pol in ihre endgültige Lage gelangen. Gleichzeitig wird das Schwanzende des Tieres noch stärker ventral eingeschlagen. Die Umschlagstelle fällt jetzt in den Bereich des siebenten Segments (vgl. KORSCHELT, Fig. V). Das achte Segment wächst zu seiner definitiven Länge aus und die Styli schieben sich zwischen den Beinen bis in den Bereich des dritten abdominalen Körperringes vor. Die Beine haben sich schärfer ausgegliedert, sind noch schlanker geworden und mit ihren Tarsen bis zum hinteren Eipol vorgedrungen (siehe Fig. 21). Sie erreichen damit nahezu die Länge des ganzen Körpers. Diese, für Coleopterenlarven ganz abnorme Längenausdehnung gibt der Ventralseite älterer *Dytiscus*-Embryonen ein so ungewöhnliches Bild, wie es in Fig. 21 zum Ausdruck kommt. Dazu trägt noch die tasterförmige Ausbildung sämtlicher Kopfanhänge das ihrige bei. Alle Extremitäten haben am Ende des 10. Tages ihr Längenwachstum im wesentlichen beendet und liegen ventral nach hinten geschlagen eng gedrängt parallel nebeneinander. Sie nehmen also ganz dieselbe Lage zum Körper des Tieres ein, wie während einer viel späteren Periode der Entwicklung, nämlich auf dem Puppenstadium.

Während des 10, 11. und 12. Tages dokumentiert sich die Weiterentwicklung durch eine beträchtliche Volumenzunahme des Eies, dessen Länge und Durchmesser von 7,1 mm bzw. 1,5 mm auf 8,0, bzw. 1,7 mm steigen und durch die der fortschreitenden Dotterbewältigung verdankte wechselnde Aufhellung des Keimes. Im Kopfe werden das Gehirn und der große Mandibularmuskel sichtbar, im Thorax und Abdomen gewinnen alle Details an Klarheit, und da zu alledem sich die das ganze Bild belebenden Pulsationen des Herzens gesellen, dürfte es unter dem Binocular kaum ein zum Studium eines lebenden Insektenembryos besser geeignetes und für das Auge des Beschauers anziehenderes Objekt geben, als ein *Dytiscus*-Ei auf diesem Stadium der Entwicklung.

Mit dem 13. Tage werden die Tracheen, und zwar fortschreitend von hinten nach vorn zunächst die Tracheenlängsstämme, als silberweiße breite Bänder sichtbar. Das Ei erreicht ein Volumen von 8,2 ×

1,8 mm. Alle Segmente erscheinen schärfer gegen einander abgesetzt und der Embryo reagiert auf mechanische Reize durch Kontraktionen des ganzen Körpers.

Der 14. Entwicklungstag ist durch das Auftreten von Tönungen an einigen cuticularen Bildungen ausgezeichnet. Die Tracheenlängsstämme färben sich lichtgrau, während ihre inzwischen zur Ausbildung gekommenen Seitenäste noch silberweiß bleiben und sich dadurch äußerst scharf herausheben. So lassen sich insbesondere die in die Thoracalbeine und die Mandibeln ziehenden Stämme als weiße Zickzacklinien bis in die Spitze der Extremität verfolgen. Ob dieser Silberglanz auf Gasinhalt schließen läßt, muß ich dahingestellt bleiben lassen. Der graue Ton wird der Haupttrachee von ihrem Spiralfaden gegeben, der während des ganzen larvalen Lebens diese Farbe behält, eine bisher schlecht geklärte Eigentümlichkeit der Dytisciden -und Hydrophilidenlarven. Außer den Tracheen tönen sich am vorletzten Entwicklungstage bereits die Mandibelspitzen, die Spitzen der Taster, die Krallen, die Eizähne auf der Stirn und der Haarbesatz der Styli und des achten Segments. Die Haare erscheinen schwarz, die übrigen Gebilde bernsteingelb gefärbt. Die nadelscharfe Mandibelspitze bräunt sich besonders intensiv und wird somit sehr frühzeitig für ihre spätere Aufgabe vorbereitet. Die beiden gelben Flecke am ersten Hinterleibsring, welche die Lage der abdominalen Drüse bezeichnen, können an diesem Tage noch sichtbar sein, sind aber in der Größe bereits stark reduziert. Sie verschwinden bald ganz.

Am 15., dem letzten Tage der Embryogenese nimmt die ganze Cuticula des Tieres einen die Durchsicht erschwerenden lichtgrauen Ton an. Besonders die Segmentgrenzen sind durch graue Bänder markiert (vgl. Burgess-Sopp 1905, S. 53). Auch die Beine erhalten nunmehr einen grauen Haarbesatz, die Spitzen der Taster an beiden Maxillen färben sich schwarz, die Oberlippe leicht braun und die Tracheenlängsstämme dunkeln nach. Das Eivolumen ist auf 8,25 × 2 mm gestiegen und trotzdem erscheinen alle Organe des Tieres aufs äußerste im Raum bedrängt, aneinandergepreßt und die Segmente ineinandergeschachtelt. Der von dem Embryo auf die Eihülle ausgeübte Druck ist so groß, daß bei künstlichen Verletzungen der Dotterhaut, etwa durch einen Nadelstich, aus der Wunde sogleich mehr oder minder umfangreiche Partien des Larvenkörpers mit bedeutender Gewalt hervorquellen (siehe unter Balfour-Browne 1913, S. 20). Der soweit entwickelte Embryo führt bereits auch ungestört zuweilen Kontraktionen des Körpers, Neigungen des Kopfes und zuckende Bewegungen mit

den Extremitäten aus. Er ist reif und bereitet sich vor, die Eihülle zu sprengen (s. a. BALFOUR-BROWNE 1913, S. 21).

V. Das Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei (1. Häutung).

Wir hatten schon gesehen, daß der Embryo bereits mehrere Tage vor Beendigung seiner Entwicklung aktive Lebensäußerungen zeigt und durch Kontraktionen und Dilatationen des Rumpfes sowie durch reibende Bewegungen des Kopfes gegen die Dotterhaut sich von der ihn bislang schützenden Hülle zu befreien sucht (vgl. auch BURGESS-SOPP 1905, S. 4).

Die Extremitäten werden bei diesen Bestrebungen nicht herangezogen. Sie liegen (s. Fig. 21) so dicht zusammengepfercht, daß sie sich zunächst nicht selbsttätig bewegen können. Auch die Mundwerkzeuge verharren regungslos, so lange der Embryo noch von der Dotterhaut umschlossen ist. Von einem Zerbeißen oder Zerschneiden der Eihülle mittels der Mandibeln, wie man es bei einigen Lepidopteren (*Bombyx*) beobachtet, kann bei *Dytiscus* keine Rede sein, ebenso wenig erfolgt ein selbsttätiges Aufspringen der Eier, wie bei den meisten Schmetterlingen, deren Raupen einfach nach Entfernung eines Deckels aus den Eiertöpfen herausklettern.

Der Larve des Gelbrands gelingt es erst nach oft stundenlangen Bemühungen, die Eihülle zu sprengen. Gar nicht so selten erreicht das Tier dieses Ziel überhaupt nicht. Es ermattet vorzeitig und erstickt. Dieser Fall scheint auf Wassermangel zurückzuführen zu sein und besonders oft bei solchen Eiern aufzutreten, die von den wachsenden Pflanzenteilen über das Niveau des Weihers hinausgehoben sind.

Normaler Weise werden die Bewegungen des Embryo während der letzten Minuten vor dem Schlüpfen immer lebhafter und energischer. Die Ringmuskulatur des Abdomens kontrahiert sich in regelmäßigen Intervallen, und der Kopf wird gegen den vorderen Eipol vorgetrieben.

Auf der Stirn steht jederseits ein kleiner, spitzer, stark chitinisierter Dorn, der bei den nickenden Bewegungen des Kopfes die Dotterhaut ritzt. Nach BALFOUR-BROWNES kürzlich veröffentlichten Beobachtungen liegen diese Dornen während der Ruhe in flachen Gruben jederseits des Kopfes, werden aber bei den Befreiungsversuchen des Embryo vorgestülpt und gegen die Eischale gepreßt (1913, S. 21). Derartige Eizähne spielen auch bei andern Insekten als Eiöffner eine Rolle, so nach HENNEGUY (1904, S. 491—495) bei *Forficula*, *Doryphora*, *Pulex*, *Pentatoma*, *Phryganea*, *Osmylus*, ferner bei Grillen (VOSS), Blattläusen, *Lepisma sacharina* und anderen. Bei Käfern sind sie meines Wissens außer bei *Doryphora* bis zu diesem Jahre nicht beobachtet worden.

Wesenberg-Lund, der auch erst kürzlich auf die Eizähne des *Dytiscus* aufmerksam machte, schreibt, daß die Gebilde »später bald abfallen« (1912, S. 30). Das ist indessen nicht der Fall. Sie bleiben während des ganzen ersten Larvenstadiums erhalten, sind fest verwachsen mit der Larvenhaut und werden erst mit dieser abgestreift.

Auffallenderweise platzt schließlich die Hülle bei *Dytiscus* durchaus nicht immer in der von den Eizähnen bestrichenen Linie, sondern oft in einem T-förmigen Spalt, dessen einer Schenkel über den Kopf nach dem Thorax zu in der dorsalen Mittellinie zieht und dessen andrer Arm quer über dem Vorderpol des Eies gelegen ist. Bei *Colymbetes* spaltet die tiefbraune Eihülle nahezu in ihrer ganzen Länge auf. Die Öffnung des Spalts erfolgt unter dem von dem Embryo ausgeübten Druck ganz plötzlich, und im selben Moment gleitet auch schon die Larve überraschend schnell unter lebhaften Kontraktionen und Dilatationen des ganzen Körpers aus der zurückbleibenden Hülle heraus. Der ganze Schlüpfprozeß dauert, wie ich Balfour-Browne bestätige, höchstens zwei Minuten. Da der vordere Eipol dem Zugang zur Eiloge in der Pflanze zugekehrt ist (siehe Blunck 1913), genügen einige wurmförmige Bewegungen, das Tier bis zu dem klaffenden Spalt in der Pflanze zu befördern. Den weiteren Schlüpfprozeß beschreibt Wesenberg-Lund (1912, S. 30) richtig und anschaulich: »Das Tier schiebt sich, indem es seinen Vorderkörper langsam schwingend bewegt, aufwärts aus dem Loch, und nachdem es noch einen kurzen Moment wie ein starrer Stab lotrecht beinahe parallel mit dem Stengel hervorragt, schlagen die Beine, die erst an den Körper angedrückt liegen, plötzlich nach außen. Dann befreit es auch sein Abdomen und in derselben Minute, in der es seine Wiege verlassen hat, ruht es auf seinen großen, starken, befiederten Beinbogen schwebend im Wasser«. Auch Burgess-Sopp (Science Gossip Vol. 7) und Günther (1909, S. 177) haben das Ausschlüpfen der Larven beobachtet und den interessanten Prozeß beschrieben.

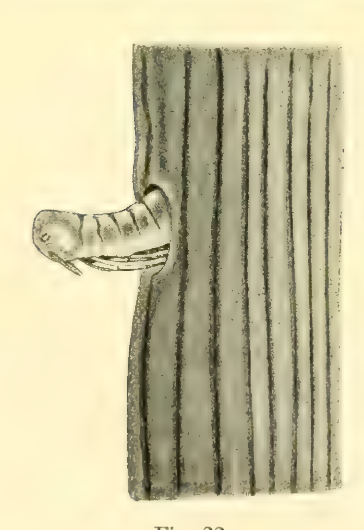


Fig. 22.
Embryo von *Dytiscus* während des Ausschlüpfens aus der pflanzlichen Eiloge. Vergrößert.

Fig. 22 wurde nach einer Momentphotographie gefertigt, die ich

in dem Augenblicke des Herausgleitens der Larve aus der Pflanze vornahm. Fig. 23 zeichnete ich nach einer Larve, die vor noch nicht einer Stunde die Pflanze verlassen hatte.

Nicht jeder Larve gelingt indessen die Befreiung aus der Dotterhaut und der pflanzlichen Hülle. Wie jede Häutung, so ist auch das

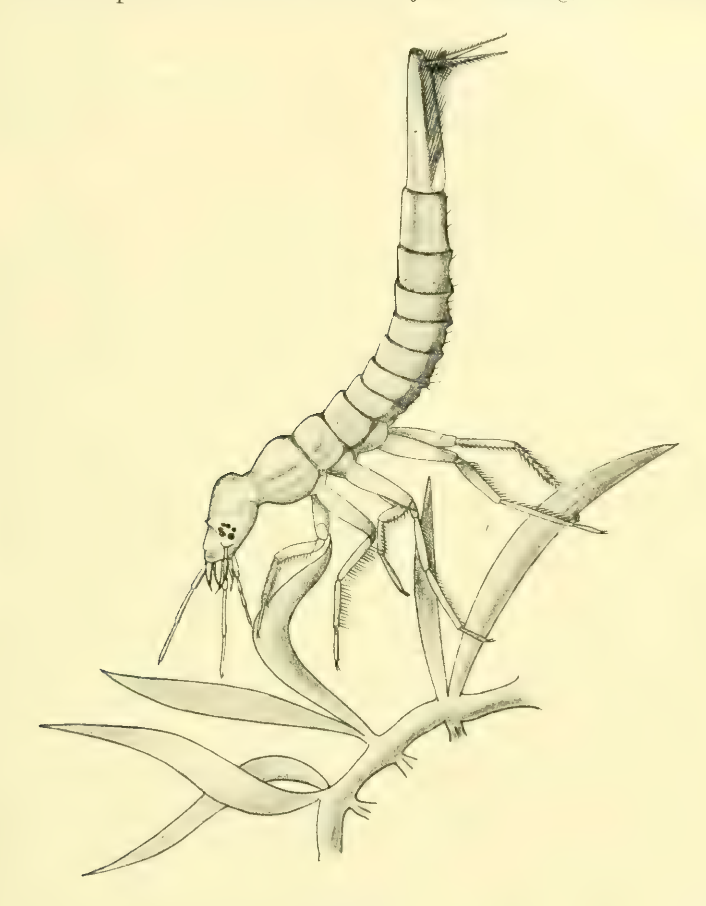


Fig. 23.
Eine halbe Stunde alte Larve auf einer Pflanze im Wasser ruhend. Vergr. 5 ×.

Ausschlüpfen aus dem Ei bei den Insekten ein kritischer Moment. Der Geburtsakt kostet manchem Individuum das Leben. Wir sahen bereits, daß es vielen Tieren überhaupt nicht gelingt, die Eihülle zum Platzen zu bringen, andre verhaken sich beim Schlüpfen mit den Extremitäten, und wieder andre finden nicht den Ausgang aus der Pflanze. Bekanntlich (vgl. Blunck 1913, S. 174) schließt sich der von dem Lege-

säbel des Muttertieres geschnittene Spalt sofort nach der Eiablage wieder vollständig. Normaler Weise wird er aber durch das wachsende Ei später wieder aufgetrieben und klafft. Zuweilen verklebt oder verwächst indessen die Schnittöffnung, und den weichhäutigen Larven ist keine Möglichkeit geboten, sie eigenmächtig zu öffnen. Sehr oft gelingt es den Tieren auch, den Körper bis auf das letzte Segment oder bis auf den Kopf aus der Pflanze herauszuziehen (Wesenberg-Lund, S. 31). Stundenlang kann dann der Körper auf und niederschwingen, ohne daß es dem Tier gelingt, sich zu befreien. In allen diesen Fällen müssen die Tiere schließlich ersticken.

Glückt der Schlüpfprozeß, so bleibt die Dotterhaut als unansehnliches braunes Häutchen mit den Resten des Chorion in der Pflanze zurück. Das pflanzliche Gewebe, in dem das Ei gesessen hat, stirbt langsam ab, und noch im Spätsommer bezeichnen die länglichen, braunen Flecke an den Blättern der Wasserpflanzen die Brutstellen der *Dytiscus*-Embryonen. Sehr häufig siedeln sich auch Parasiten in den verlassenen Eilogen an.

Frisch geschlüpfte Larven sind immer bestrebt, so schnell wie möglich[1] den Wasserspiegel zu erreichen und in die Atemstellung zu gelangen (siehe unten S. 133). Solange das Tier von der Dotterhaut umschlossen ist, scheinen intramolekulare Atmung und der Lebensprozeß der Pflanzen den nötigen Sauerstoff zu liefern. Sobald das Individuum die Pflanze verläßt, ist es zur Atmung auf atmosphärische Luft angewiesen. Aus dem Wasser kann die *Dytiscus*-Larve ihren Sauerstoffbedarf nicht decken. Zur Kiemenbildung hat bei ihr der Aufenthalt in dem flüssigen Medium noch nicht geführt. In dieser Beziehung sind die Gyriniden den Dytisciden vorausgeeilt. Die Schwimmkäferlarven haben die offenen Stigmen ihrer Vorfahren trotz mannigfacher Anpassung im einzelnen im Wasser beibehalten und können den Luftgehalt ihrer Tracheen nur bei direktem Connex der Stigmen mit der Atmosphäre erneuern. Daher ist nach meinen Beobachtungen auch das erste Bestreben der jungen Larven nach der Befreiung aus der Pflanze darauf gerichtet, die Oberfläche des Gewässers zu gewinnen. Gelingt ihnen dies aus irgendwelchen Gründen nicht, so sterben sie innerhalb sehr kurzer Zeit den Erstickungstod.

Ein scheinbarer Widerspruch: Das Wassertier ertrinkt! Normaler

[1] Nach Balfour-Browne (1913, S. 21) lassen sich die Larven von *D. lapponicus* nach dem Schlüpfen zunächst zu Boden sinken und verharren hier längere Zeit — $1/2$ Stunde und länger — regungslos, um erst später der Oberfläche zuzustreben.

Weise haben die frisch geschlüpften Larven etwas größere Schwierigkeit, zur Oberfläche aufzusteigen, als die älteren Tiere und ersticken daher in hohen, engen Gläsern leicht. Sie sind etwas schwerer als Wasser und würden schnell zu Boden sinken, wenn sie nicht ähnlich wie manche Meereskruster durch ihre weitausgelegten Extremitäten und die langen, sich horizontal einstellenden Haare der Beine und des Abdomens im Wasser schwebend erhalten würden. Die Länge der Extremitäten und der Körperhaare ist in der Tat bei den jungen Larven verhältnismäßig viel bedeutender als bei den erwachsenen Individuen, und dementsprechend auch ihre Ähnlichkeit mit den Vertretern der Arthropoden im Plankton. In der Regel genügen einige wassertretende Bewegungen der Beine, die seltener als bei erwachsenen Larven durch Bewegungen des Abdomens unterstützt werden, das Tier zum Wasserspiegel emporzuheben. Hier angelangt, wird der Hinterleib aufwärts gebogen und mit Hilfe der Styli, die sich mit ihren Haaren flach auf dem Wasser ausbreiten, aufgehängt, so daß die Tracheenlängsstämme sich durch die über die Wasserfläche hinausragenden Stigmen des letzten Körperringes mit Luft versorgen können. Weitere offene Stigmen als die beiden am Ende des achten Segments gelegenen besitzt das Tier auf diesem Stadium nicht. Das ganze Tracheensystem wird vom letzten Leibesringe aus mit Luft gefüllt. Anfangs hängen die Tiere regungslos wie Pflöcke von der Wasseroberfläche herab (Wesenberg-Lund S. 31). Nur zuweilen sieht man die Ringmuskulatur des Körpers sich ein wenig kontrahieren.

Während der scheinbaren Ruhe in der Atemstellung vollzieht sich ein bedeutendes Längen- und Dickenwachstum der Tiere. Die enormen gestaltlichen Veränderungen, die sich innerhalb weniger Minuten während und nach dem Schlüpfen abspielen, sind es, welche das Studium dieser Periode so anziehend gestalten. Es ist kaum faßbar, daß das 1,4 cm lange Tier mit den fast 9 mm langen, lebhaft schwingenden Beinen und dem großen, breiten Kopf noch vor knapp einer Stunde zu einem kleinen Cylinder von nur 8 mm Länge und 2 mm Breite zusammengepreßt war und daß dasselbe Individuum, das so ganz das flüssige Element zu beherrschen und mit ihm verwachsen zu sein scheint, erst soeben im Mesenchym einer Pflanze dem Ei entstiegen ist! In der Tat sind die Formwandlungen und die Größenzunahme der Larve in der ersten Stunde ganz erstaunlich und fast bedeutender als während des ganzen restlichen Teils des ersten larvalen Stadiums. Das Tier mißt beim Schlüpfen 10 mm, nach 90 Minuten 15 mm und 6 Tage später 21 mm.

In den ersten Lebensstunden ziehen sich die vorher stark ineinander-

geschachtelten Segmente aus, die tiefen Kerben zwischen den Körperringen verstreichen, die Intersegmentalhäute strecken sich und unter anderm verstreicht auch ein eigentümlicher Knick in der Mandibelbasis. (s. a. Balfour-Browne, 1913, S. 21). Auch der Durchmesser des Tieres steigt. Bei allen diesen Prozessen handelt es sich streng genommen mehr um Entfaltungserscheinungen als um ein eigentliches Wachstum. Die Anlage neuer Zellelemente ist verhältnismäßig unbedeutend. Insbesondere finden sich in der Hypodermis wenig oder gar keine Mitosen. Die Zahl ihrer Zellen scheint schon vor dem Platzen der Dotterhaut ziemlich fixiert zu sein. Ihre Elemente sind aber beim Embryo viel dichter aneinandergedrängt als bei der jungen Larve, und die Hypodermis ist noch vielfach gefaltet. Das gleiche gilt von der Cuticula. Diese ist zwar beim schlüpfreifen Embryo noch äußerst dünn, dem Inhalt ihres Flächenraums nach aber schon durchaus fertig angelegt. Sie kann wohl noch entfaltet werden, aber nicht mehr durch Interposition wachsen. Dieser Unterschied verdient betont und näher erklärt zu werden. Ein Beispiel möge zur Erläuterung dienen. Ein Luftballon wächst bei der Herstellung, bei der Füllung wird er nur entfaltet. So wächst der Oberflächeninhalt der Insektenhaut vor der Häutung, diese selbst bringt nur die Entfaltung der bereits angelegten Hautflächen. Von der Richtigkeit dieses Satzes kann man sich leicht überzeugen, wenn man eine frisch geschlüpfte *Dytiscus*-Larve in ein Quellungsmittel bringt, etwa in Chromsäure. Die eindringende Flüssigkeit vermehrt das Volumen des Leibesinhalts und entfaltet die Körperhaut, so daß ein in dieser Weise behandeltes Objekt dieselbe Länge erreicht, wie ein am Ende der ersten larvalen Periode stehendes Tier. Im Leben zeitigen andre Faktoren den gleichen Effekt. Als solche kommen aufgenommene Nahrung, Wasser und Luft in Betracht.

Unter diesen Momenten dürfte der Nahrung die geringste Bedeutung zukommen. Im allgemeinen pflegt allerdings die Volumenzunahme der Tiere den auf dem Wege der Assimilation erarbeiteten Körperelementen verdankt zu werden. Die *Dytiscus*-Larven fressen aber in den ersten 24 Stunden, also gerade in der kritischen Zeit, überhaupt nicht. Wenn die ersten Nahrungssäfte resorbiert werden, sind die cuticularen Schilder des Tieres bereits durch angelagerte Chitinlamellen erhärtet und eine Entfaltung der Körperhaut ist nur mehr im Bereich der weichen Segmentalhäute möglich.

Eine sehr wichtige Rolle spielen dagegen bei dem Entfaltungsprozeß durch den Mund in den Darm aufgenommene Wassermassen. Bei frisch geschlüpften Tieren ist der gelbe Mitteldarminhalt

— die Farbe hält sich bis zur ersten Nahrungsaufnahme — in lebhaft fluktuierender Bewegung begriffen, eine Folge der schluckenden Bewegungen des Pharynx, der durch den jetzt noch offenen Mund Wasser in den Darmtraktus pumpt. Der noch nicht resorbierte Dotter wird aufgelöst und verschwemmt, der Mitteldarm schwillt gewaltig an, drängt alle Organe der Leibeshöhle zusammen und drückt auf die Körperwand, die dadurch aufgeweitet und entfaltet wird. Das Wasser hält sich jedoch nicht lange im Mitteldarm auf, sondern passiert den Enddarm und tritt in die schlauchförmige Rectalampulle ein, die dadurch immens ausgedehnt und mit ihrem blinden Ende bis in den Kopf des Tieres vorgetrieben wird, eine höchst absonderliche, von Rungius (1910 und 1911, S, 267—277) beschriebene Erscheinung. Ich kann die Beobachtungen Rungius' in allen Teilen bestätigen. Bereits vor Jahren registrierte ich bei jungen, noch durchsichtigen Larven im Kopf eine Ampulle mit grünem Inhalt, die lebhaft pulsierte und dauernd ihre Gestalt und ihre Lage veränderte, über deren Natur ich aber nicht ins klare kommen konnte. Erst Rungius entdeckte 1910 ihre Beziehungen zum Darmtraktus. Er stellte seine Studien vor allem an älteren Larven an, deutete aber bereits an, daß die Ampullen junger Tiere ganz das gleiche Verhalten zeigen. In der Tat besitze ich eine Schnittserie, in der sich der Rectalanhang bei einer wenig Stunden alten Larve bis in den Kopf des Tieres verfolgen läßt. Das Cöcum hat sich hier allerdings nicht, wie es nach Rungius der Regel entspräche, über, sondern unter dem Mitteldarm den Weg nach vorne gebahnt. In der Deutung des seltsamen Verhaltens der Rectalblase schließe ich mich Rungius durchaus an. Die Schwellung des Cöcums trägt mit bei zur Dehnung und Entfaltung der neuen Larvenhaut und verhilft dem Tier zu der ihm nach der Häutung bestimmten Größe, »ähnlich wie der die Puppenhülle verlassende Schmetterling seine Flügel ausspannt, indem er Saft in deren Geäder preßt«. Ebenso ist es auch bei der *Dytiscus*-Larve wohl weniger das Cöcum selbst als die von ihm gegen die Körperwand gepreßte Leibesflüssigkeit, welche die Ausweitung der Haut bewirkt. Ganz besonders dürfte das bei der Gestaltung des Kopfes der Fall sein. Ganz allgemein ist, wie schon Lacordaire (1834, Bd. 1, S. 63) beobachtete, der Kopf frisch geschlüpfter Insektenlarven höher als alle übrigen Segmente. Er verliert diesen Charakter jedoch bald. Zweifellos wird ihm die anfängliche Gestalt von der Eihülle aufgedrückt. Auch bei frisch geschlüpften *Dytiscus*-Larven ist der Kopf fast kugelig, beinahe höher als breit (vgl. Fig. 22)) und ziemlich klein. Besonders die Hinterhauptspartie springt kuppenförmig nach außen vor (Korschelt,

Fig. *W* und BLUNCK, Fig. 22). Innerhalb einer Stunde vergrößert sich der Kopf stark, plattet sich fast zu einer Scheibe ab — Fig. 23 gibt ein Zwischenstadium — und nimmt außerordentlich an Breite zu, bis er nach etwa $1^1/_2$ Stunden die charakteristische Spatelform des *Dytiscus*-Larvenkopfes besitzt. RUNGIUS (1911, S. 276) meint, daß die den hinteren Körperteil auftreibende Ampulle die Leibesflüssigkeit in den Kopf preßt und so indirekt dessen Weitung bewirkt. Ich kann auch darin RUNGIUS nur beipflichten.

Bei *Hydrobius fuscipes* L. scheint ebenfalls, wenn sich die Vermutungen BALFOUR-BROWNES (1910, S. 329—330) bestätigen sollten, durch den Mund in den Darm aufgenommene Flüssigkeit zu dem Entfaltungsprozeß der Larve beizutragen. Nur setzen hier die Bewegungen der Pharyngealpumpe bereits vor dem Ausschlüpfen des Embryo ein und BALFOUR-BROWNE glaubt, daß das Tier auf diese Weise sich die es umgebende Eiflüssigkeit einverleibt und dadurch die Eihülle zum Platzen bringt. Der genannte Autor will die Pharyngealpumpe auch bei schlüpfenden Embryonen von *Dytiscus* in Tätigkeit gesehen haben (1913, S. 21). Eine Nachprüfung der interessanten Angabe war mir leider aus Materialmangel bislang nicht möglich.

Fast ebenso bedeutsam wie der Darminhalt ist für die Größenzunahme der frisch geschlüpften *Dytiscus*-Larven die in die Tracheen eingepumpte Luft. Beim Embryo sind die Wände des respirierenden Apparates zusammengefallen, das Lumen ist nur gering und wahrscheinlich von Abbaugasen erfüllt. Die Tracheenstämme weiten sich erst aus, wenn die Larve zum erstenmal sie mit atmosphärischer Luft füllen kann, d. h. wenn das junge Tier an der Oberfläche in Atemstellung hängt. Dann wird der ganze respiratorische Apparat ausgelüftet, bis in die feinsten Verästelungen hinein aufgefüllt und aufgeweitet. Dieser Prozeß muß eine recht bedeutende Volumenzunahme des ganzen Tieres zur Folge haben. Nach oberflächlicher Schätzung macht der Gehalt der Tracheen etwa $^1/_4$ des ganzen Körperinhalts aus. Daher möchte ich in der ins Respirationssystem eingepumpten Luft die zweite treibende Kraft sehen, welche die auffallenden gestaltlichen Wandlungen der jungen Larve bewirkt.

Auch bei den Larven andrer Wasserkäfer als *Dytiscus* ist die Größenzunahme während und nach dem Schlüpfen überraschend groß. LYONET beobachtete bereits, daß die *Hydrous*-Larven auf das 3—4fache ihrer Dimensionen nach dem Verlassen des Eies anschwellen, ohne Nahrung aufzunehmen. Wahrscheinlich spielen sich hier während dieser Zeit ganz ähnliche Prozesse ab, wie wir sie soeben für die Gelbrandlarve

geschildert haben. Es kommt aber noch eine andre Erscheinung hinzu, auf die wir durch die minutiösen Beobachtungen Balfour-Brownes (1910, S. 331) aufmerksam gemacht sind. Balfour-Browne beobachtete, daß frisch geschlüpfte Larven von *Hydrobius fuscipes* L. immer bestrebt sind, den Vorderteil des Leibes über die Wasserfläche emporzuheben und daß sie in dieser Stellung größere Portionen atmosphärischer Luft in den Darmtractus aufnehmen: sie nehmen einen »Lufttrunk«. Während dieser Zeit strecken sie sich, d. h. sie pumpen sich auf und erreichen so außer der Entfaltung des Chitinkleides eine bebeträchliche Erniedrigung ihres spezifischen Gewichtes. Sie werden schwimmfähig, während sie vor der Luftaufnahme im Wasser zu Boden sinken.

Der Prozeß des ersten Luftschöpfens hat außer der Aufblähung des Körpers noch eine andre Erscheinung zur Folge, die sich auf die Haltung der Larve im Wasser bezieht. Das Tier wird durch den Atemprozeß spezifisch leichter (vgl. auch Burgess-Sopp und Wesenberg-Lund 1912, S. 31), besonders in den letzten Körperringen, in denen die Tracheen einen verhältnismäßig besonders breiten Raum einnehmen (vgl. Alt 1912, S. 432, Fig. 12). Infolgedessen stellt sich das Tier jetzt im Wasser immer mit aufwärtsgeschlagenem Abdomen ein (siehe Fig. 23). Und da gleichzeitig die dorsale Längsmuskulatur kontrahiert, der Vorderteil des Körpers also angehoben wird, nehmen die Tiere in der Ruhe die bekannte fragezeichenähnliche Gestalt an, die wir im Folgenden als Lauerstellung bezeichnen wollen. Sie kommt in den Figuren zum Ausdruck. Wesenberg-Lund (1912, S. 30—31) gibt an, daß die jungen Larven auch bereits vor der Auffüllung des Tracheensystems mit atmosphärischer Luft das Abdomen beim Schwimmen aufwärts geschlagen tragen, und erklärt diese Erscheinung durch Luftgehalt der hinteren Darmabschnitte. Ich habe derartiges auf diesem Stadium nicht beobachtet, will es aber umso weniger in Frage stellen, als der Darm der Larven ziemlich häufig geringe Luftmengen führt und die Rectalampulle junger Käfer, die noch nicht das Wasser aufgesucht haben, oft geradezu prall mit Luft gefüllt ist (vgl. Rungius 1911, S. 277).

Die Farbe der Larve. — Frisch geschlüpfte Larven sind ähnlich gefärbt wie die noch von der Eihülle umschlossenen reifen Embryonen. Die Grundfarbe des Körpers ist ein lichtes Weiß. Der Kopf mit Ausnahme der anfangs rotbraunen, später schwarzen Augen und der grauen und braunen Extremitätenspitzen ist wie die Beine und die Styli milchweiß. Der übrige Körper ist leicht bräunlich getönt. An der Unterseite wird der dunkle Ton nach dem dichter behaarten Leibes-

ende zu intensiver, doch ist das letzte Segment wieder heller gefärbt. Die Ränder aller Abdominalsegmente sind schwarzbraun. Auf der Dorsalseite der ersten beiden Thoracalsegmente ist eine dunkle Medianlinie sichtbar. Die im allgemeinen also sehr helle Tönung behält die Larve nur sehr kurze Zeit bei. Sie dunkelt bereits in den ersten Stunden nach der Geburt stark nach und nimmt nach dem ersten Lebenstage einen gleichmäßig braunen Ton an.

Die eben geborenen Larven sind — ein Charakterzug, den sie so ziemlich mit allen Insektenlarven teilen — äußerst weichhäutig, leicht verletzlich, ganz wehrlos und infolge ihrer auffallenden Färbung mannigfachen Gefahren ausgesetzt. Viele werden eine Beute der Fische, der Frösche und Molche und selbst vor größeren Wasserinsekten dürften sie nicht sicher sein. Die Tierchen sind dementsprechend scheu, ergreifen bei der geringsten Bewegung die Flucht und hängen sich am liebsten in der Pflanzenzone des Ufers in Atemstellung auf. So lange die Basis der Mandibeln noch nicht erhärtet ist, können sie von ihren Waffen keinen Gebrauch machen. Während die Ausfärbung vor sich geht, erfolgt aber auch eine lebhafte Chitinabscheidung in allen Teilen des Körpers, besonders an den Beinen, an der Kopfkapsel und an den Mundwerkzeugen. Die Mandibeln nehmen ihre sichelförmige Gestalt an (Fig. 23ff.) und werden eingeschlagen. Der Mund schließt sich und am Ende des ersten Lebenstages ist die Larve fähig, ihre Waffen offensiv und defensiv zu verwenden. Gleichzeitig vollzieht sich auch ein dementsprechender Wandel in ihrem Wesen: Aus dem furchtsamen Flüchtling ist ein kühner Räuber geworden, der unter dem Kleingetier seines Wohngewässers aufzuräumen beginnt, und gar nicht so selten ist sein erstes Opfer ein schwächeres Individuum der eigenen Art. Ich traf kaum 24 Stunden alte Tiere mit einer *Dytiscus*-Larve zwischen den Saugzangen.

VI. Die Feinde des Eies.

Unsre Kenntnisse über die pflanzlichen und tierischen Schädlinge des *Dytiscus*-Eies sind noch recht gering. Das wenige Bekannte ist mit gelegentlichen eigenen Beobachtungen hier zusammengestellt. Systematisch läßt sich ein Gebiet wie das vorliegende schwer bearbeiten. Man ist hier mehr denn je vom Zufall abhängig. Die nachstehenden Aufzeichnungen machen auch nicht den Anspruch, mehr zu sein als eine Materialsammlung.

Ob die Eier im Freien von pflanzlichen Parasiten befallen werden, ist unbekannt. Wesenberg-Lund (1912, S. 29) gibt an, daß

die braunen Flecke, welche die verlassenen Brutstätten der Eier an über den Spiegel hinausgewachsenen Pflanzenteilen noch im Spätsommer verraten, oft mit einem wolligen Filz von Phycomyceten und Mucoraceen bekleidet sind. Er läßt sich aber nicht darüber aus, ob auch die Eier als solche von diesen Pilzen befallen werden.

Im Aquarium werden die Eier oft ein Opfer der Schimmelpilze aber fast nur dann, wenn sie frei abgelegt sind (DEEGENER 1900, S. 115), oder wenn ihre Wirtspflanzen absterben. Ältere Embryonen scheinen den Pilzen nicht so leicht zu erliegen, wie die jungen. Tritt der Tod des pflanzlichen Gewebes erst ein, wenn die Eier bereits ein Drittel der Entwicklung hinter sich haben, so gelangt ein Teil der Larven oft noch zum Schlüpfen, gehen die Pflanzen aber früher ein, so tauchen bald auf dem gelben Dotter weiße Flecken auf, die später ineinander fließen. Während das Ei einen schmutzigbraunen Ton annimmt, bedeckt sich seine ganze Oberfläche mit langen weißen Pilzhyphen, die nach BURGESS-SOPP (S. 52) eine Länge von 4—6 mm erreichen können. Nur in einem Fall sah ich auch einen älteren Embryo, bei dem bereits das Dorsalgefäß pulsierte, ein Opfer der Schimmelpilze werden. Die Spezies wurden nicht bestimmt. Da diese Formen indessen unter Wasser auftraten, dürfte es sich wohl um Angehörige der Saprolegniaceen handeln.

BURGESS-SOPP (l. c.) berichtet noch von einer andern »Krankheit« der *Dytiscus*-Embryonen, die, nach seinen Angaben zu urteilen, wohl auf Bakterien zurückzuführen ist. Eier, die bereits $^2/_3$ der Entwicklung hinter sich hatten, begannen plötzlich an den Polen sich aufzuhellen und nach und nach bis auf einen kleinen centralen Bezirk ganz durchsichtig zu werden. »In this latter patch a dark irregular spot is slowly evolved, the egg meanwhile assuming an inflated appearance as the transparent area encroaches on the central part, until at length its sudden explosion suggest the transparency to have been caused by the generation of gases within.«

Ob im *Dytiscus*-Ei auch unschädliche Bakterien vorkommen, wie die in den letzten Jahren entdeckten Symbionten der Blattiden, Aphiden (siehe BUCHNER 1913), ist noch nicht festgestellt. Eine Durchsicht meiner Schnittserien blieb resultatlos.

Ebenfalls recht gering, aber doch etwas positiver sind unsre Kenntnisse über tierische Schädlinge der *Dytiscus*-Eier.

Vor den meisten Räubern der Gewässer sind die Eier des Gelbrands durch ihre Lage geschützt. Daß der Käfer selbst seiner Brut nachstellt, wie von andrer Seite (DEEGENER) und auch von mir des öfteren beobachtet wurde, dürfte wohl eine auf die Gefangenschaft beschränkte

abnorme Erscheinung sein. Frösche, Molche, Fische und die im Wasser jagenden großen Raubinsekten können den Eiern kaum gefährlich werden.

Einige kleine Hymenopteren haben indessen den Weg zu den Schlupfwinkeln der Embryonen gefunden und besetzen sie mit ihrer Brut. Wesenberg-Lund (1912, S. 29) fand, daß die mit den Pflanzen über den Wasserspiegel emporgehobenen Eier sehr häufig eine Beute der Schmarotzer werden. Er traf in den braunschwarzen, toten Eihüllen bis zu zwanzig Parasiten, die ihre Entwicklung im Juni und Juli beendeten. Um welche Formen es sich handelte, wird leider nicht angegeben, und eine nachträgliche Feststellung aus der Literatur ist nicht möglich. Rupertsperger (1874, S. 442) waren allerdings nur zwei Ichneumoniden bekannt, die Käfereier belegten, 1907 war deren Zahl aber auf 443 gewachsen, die zu 272 Käferspezies in Beziehungen treten (Elliot und Morley 1907, S. 7—75). Letztere verteilen sich auf nahezu alle Familien (s. Wesenberg-Lund 1913, S. 276—279). Zwei oder drei suchen auch die Brut der den Dytisciden nahestehenden Gyriniden auf. Seither sind auch einige Formen bekannt geworden, welche die Eier andrer Wasserinsekten belegen, und zwar auch solche Eier, die unterhalb des Wassers angebracht sind. Biologisch sind die in Betracht kommenden Hymenopterenspezies höchst interessant. Leider ist ihre Öcologie erst recht lückenhaft erforscht. Dem Gelbrand scheinen vornehmlich die beiden Spezies *Anaphes cinctus* Halid. und *Prestwichia aquatica* Lubbock gefährlich zu werden. Systematisch sind beide den Ichneumoniden zuzurechnen und teilen damit die Stellung aller wasserbewohnenden Hymenopteren. Von den genannten Arten ist *Anaphes cinctus* besser untersucht als *Prestwichia*.

Anaphes cinctus Halid.

Anaphes cinctus Halid. oder *Polynema natans*, wie sie nach ihrem zweiten Entdecker Lubbock (1863) bis vor kurzem bezeichnet wurde, ist eine winzige Myrmaride (etwa 0,8—1 mm), die in pflanzenreichen Gewässern ziemlich weit verbreitet zu sein scheint (nachgewiesen in England und Deutschland). Von der Gestalt des Tierchens gibt die nebenstehende Abbildung (Fig. 24) eine Vorstellung (nach Vosseler aus Lampert 1910, S. 133). Es sei hinzugefügt, daß den langbewimperten, schmalen, fast fadenförmigen Flügeln die Äderung bis auf die an der Spitze verdickte Randader fehlt und daß das Weibchen vor dem Männchen durch nur neungliedrige, an der Spitze kolbig angeschwollene Fühler ausgezeichnet ist. Das Männchen ist ganz schwarz, das

Weibchen an den Beinen, an den Fühlern mit Ausnahme der Spitze und auf der Mitte des Rückens rötlich. Die Mandibeln sind kräftig, Maxillen und Labium kurz, fast rudimentär. Das weibliche Tier ist, wie alle Schlupfwespen durch eine Legeröhre ausgezeichnet.

Nach LAMPERT (1910, S. 133) ist *Anaphes* ein echter Wasserbewohner. Männchen und Weibchen kriechen nicht nur lebhaft unter dem Wasser umher, sondern schwimmen sogar frei unter Zuhilfenahme der Flügel. Nach LUBBOCK besteht dieses Schwimmen allerdings mehr in einer Aufeinanderfolge von Sprüngen als in gleitender Bewegung (»a succession of jerks than a continuous progression . . .«, Miall 1912, S. 221).

Die Flügel sollen noch in andrer Richtung einen sehr eigentüm-



Fig. 24.
Anaphes cinctus Halid. Männchen. Nach LAMPERT. Vergr. 35 ×.

lichen Funktionswechsel durchgemacht haben. Nach GANIN (1869) fehlen sowohl der Larve wie auch der Imago die Tracheen und der russische Autor glaubt, daß die blutgefüllten Flügel als Kiemen funktionieren. Daß das Tier in ausgedehntem Maße von der Hautatmung Gebrauch macht, geht wohl schon aus seiner Befähigung hervor, stundenlang unter Wasser zu verweilen. Da es indessen die subaquatische Lebensweise nicht unbegrenzt fortsetzen kann und bereits nach 14 Stunden stirbt, wäre es wohl wünschenswert, einmal nachzuprüfen, ob die Wespe nicht doch offene Stigmen besitzt, wie LUBBOCK (l. c.) beobachtet haben will.

Ob *Anaphes cinctus* auch außerhalb des Wassers von seinen Flügeln Gebrauch machen kann, ist noch nicht sicher gestellt. LUBBOCK (l. c.) sah die Tiere zwar auf dem Wasser laufen und zuweilen ein

Stückchen dicht über der Oberfläche hinschweben, blieb aber im Unklaren darüber, ob sie durch einen leichten Luftzug oder durch eigene Kraft emporgehoben wurden.

Die Eier des Tieres sind sehr klein (0,024 × 0,105 mm), flaschenförmig und langgestielt. Sie werden von dem Weibchen mit Hilfe der Legeröhre in das Wirtsei versenkt und entwickeln sich sehr rasch. Die Kenntnis der Embryonalentwicklung verdanken wir Ganin (l. c.). Bereits nach 6—7 Tagen werden die sehr kleinen Larven zu Puppen, und diese entlassen ihrerseits schon nach 10—12 Tagen die Imagines. In jedem Wirtsei soll nur ein Parasit die Entwicklung vollenden, auch dann, wenn ihm von der Wespe mehrere Keime anvertraut wurden.

Die bevorzugtesten Wirtstiere von *Anaphes cinctus* scheinen die in dem Parenchym der *Nymphea*-Blätter liegenden Eier der kleinen Libelle *Calopteryx virgo* L. zu sein. Außerdem sollen die Gelege der Wasserkäfer aufgesucht werden. Burgess-Sopp (1905, S. 51) gibt speziell an, daß die Wespe die Eier von *Dytiscus semisulcatus* Müller infiziert. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch mir die Larven von *Anaphes* begegnet sind. Ich traf am 26. April 1909 neben einigen in *Acorus calamus* eingebetteten und bis auf einen bräunlichen Rest zerfressenen *Dytiscus*-Eiern 2,1 mm lange spindelförmige Cocons an, die Hymenopterenpuppen zu bergen schienen. Leider entwickelten sich die Parasiten nicht zu Imagines, und wiederholt wurde der Fund nicht. Lubbock (l. c. S. 135) beobachtete die geschlechtsreifen Tiere Anfang August.

Müller (1910, S. 379) zog aus Dytiscideneiern noch eine zweite Art von *Anaphes* auf, die sich von der häufigeren *Anaphes cinctus* durch den Mangel der Schwimmfähigkeit unterscheidet, im übrigen aber nicht näher bestimmt wurde.

Prestwichia aquatica Lubbock.

Die zweite hier interessierende wasserbewohnende Schlupfwespe, *Prestwichia aquatica*, wurde von Lubbock (1863) entdeckt. Sie teilt den Aufenthaltsort mit *Anaphes cinctus* Halid., ist nicht größer als diese (0,5—1,0 mm) aber gestaltlich ziemlich leicht von ihr zu unterscheiden (vgl. Fig. 25, 26 und 27). Ihr fehlt die bei *Anaphes* (siehe Fig. 24) gut ausgebildete Wespentaille ganz. Das Abdomen sitzt dem Thorax breit an, der Kopf ist viel breiter als lang und trägt außer den großen Facettenaugen drei Ocellen. Die Antennen sind kürzer, nicht schnurförmig sondern knieförmig gebrochen und tragen zwischen dem Schaftglied und der Geißel ein kurzes Ringelglied. Im ganzen werden sieben

Fühlerglieder gezählt. Die Beine sind dünn, schlank und behaart. Die dreigliedrigen Tarsen tragen am letzten Glied ein eigenartiges Organ (vgl. Fig. 25 und 26), welches die Fortbewegung auf glatten Flächen erleichtern und als Saugnapf wirken, auf rauhen Untergrund aber außer Funktion gesetzt werden soll (Willem 1897). Die beiden

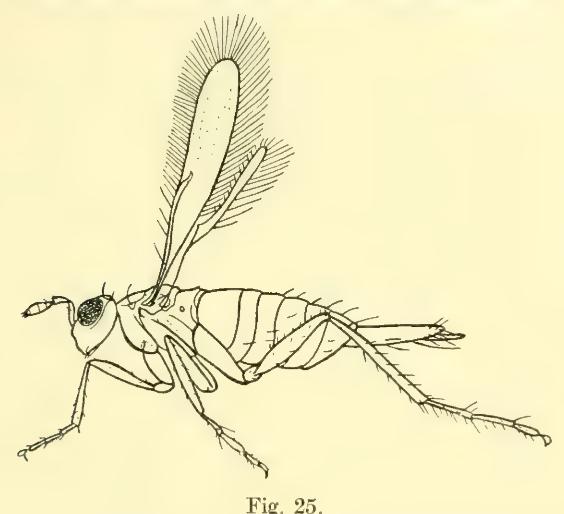


Fig. 25.
Prestwichia aquatica Lubbock ♀. Nach Willem. Vergr. 50 ×.

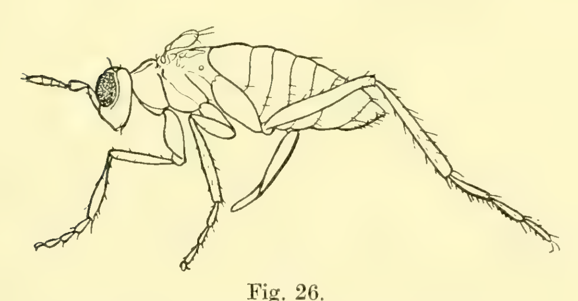


Fig. 26.
Prestwichia aquatica Lubbock ♂. Nach Willem. Vergr. 70 ×.

Geschlechter sind durch einen ziemlich ausgeprägten Dimorphismus charakterisiert.

Das Weibchen (Fig. 25 und 27) ist etwas größer (1 mm) als das Männchen (0,7 mm) und geflügelt. Die gut ausgebildeten grauen Vorderflügel sind mit einem Besatz langer Fransenhaare ausgerüstet, die Hinterflügel treten stark zurück. Am achtgliedrigen Abdomen steht der $^1/_3$ der Hinterleibslänge erreichende Legebohrer frei vor.

Das Tier ist schwarzbraun, nur am hinteren Teil des Thorax, an der Legescheide, an den Flügeln und an den Beinen gelb.

Das Männchen (s. Fig. 26), seltener als das Weibchen, ist erst seit 1896 bekannt und wurde von Enock (S. 183) in England (Epping) aufgefunden. Es mißt nur 0,75 mm und ist nicht geflügelt. Die Hinterflügel fehlen fast ganz. Die Vorderflügel sind bis auf jederseits eine kleine, am Ende mit zwei Borsten besetzte Schuppe (vgl. Fig. 26) reduziert. Das Abdomen ist siebengliedrig. Die Männchen sind schwärzlich braun, also dunkler gefärbt als die Weibchen.

Ebenso wie *Anaphes* ist auch *Prestwichia* zu längerem Aufenthalt unter Wasser befähigt. Nach Heymons (1909, S. 32) kann das Tier sogar tagelang untergetaucht verweilen. Die Hautatmung muß also auch bei dieser Form sehr gut ausgebildet sein. Nach Willem (1897, S. 265—281) fehlt indessen das Tracheensystem nicht. Am Metathorax sind offene Stigmen ausgebildet. Die Flügel werden unter Wasser, ruhig gehalten. Nur die Beine werden als Ruder bewegt. Trotzdem ist nach Lubbock (l. c.) die Ortsbewegung des Tieres unter Wasser gewandter als bei *Anaphes*. Dagegen bewegt sich die Wespe an Land recht ungeschickt. Die Weibchen sollen nach Willem (1897) allerdings fliegen können. Die Männchen müssen nach den übereinstimmenden Nachrichten der Autoren aber mit ihren langen, dünnen Beinen, den traurigen Flügelstümpfen und dem wirren Gang einen pittoresken Eindruck machen und werden von Enock (l. c.) mit einem armen müden Floh (» poor starved flea «) verglichen.

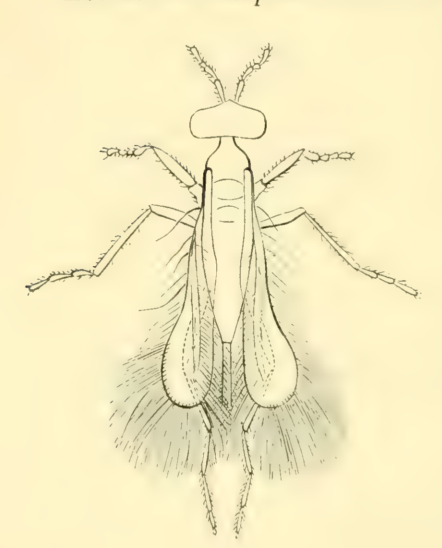


Fig. 27.
Prestwichia aquatica Lubbock ♀. Nach Lubbock aus Lampert.

Nachgewiesen wurde *Prestwichia aquatica* Lubbock bisher in England (Enock 1896, S. 183) und in Belgien (Willem 1896); in Deutschland in der Umgebung Berlins (Heymons 1908), im Thüringer Wald, Eifel, Westfalen (Ruschka und Thienemann 1913) und in Greifswald (S. Müller 1910). Die Wespe scheint weit häufiger zu sein als bislang angenommen wurde und dürfte bisher nur der Aufmerksamkeit der

Beobachter entgangen sein. MÜLLER (S. 378) sammelte in einem Sommer mühelos mehr als 1000 Stück und glaubt, daß *Prestwichia* und ihre Verwandte überall, wo Gräben und Tümpel existieren, in denen Dytisciden vorkommen, leicht zu erhalten sind. Die Copula soll nach ENOCK (1898 Entom. Magazine) noch vor dem Ausschlüpfen der Imagines aus dem Wirtsei stattfinden, eine Angabe, die indessen nach HEYMONS (1908, S. 189) noch sehr der Bestätigung bedarf.

Zur Eiablage stechen die Weibchen die Eier von *Ranatra linearis*, von *Notonecta* (WILLEM 1897, S. 265 bis 271), *Ranatra*, *Nepa*, *Aphelocheirus*, *Agrion* und von Wasserkäfern an. So traf ENOCK *Prestwichia* in den Eihüllen von *Dytiscus* und *Pelobius*. PEREZ (1902, S. 633) bezeichnete *Prestwichia* als Eiparasiten von *Notonecta* und *Dytiscus*[1]. Auch LAMPERT (1910, S. 133) schreibt, daß die Wespe bei *Dytiscus* parasitiert. MÜLLER (1910, S. 378) erzog zahlreiche Wespen aus den Eiern von *Dytiscus*, *Acilius* (?) und *Hydaticus*. Es darf demnach wohl als sichergestellt gelten, daß *Prestwichia aquatica* Lubbock unter andern die Eier des Gelbrands infiziert. Auch mir kamen in *Dytiscus*-Eiern Hymenopteren zu Gesicht, die wahrscheinlich als Prestwichien anzusprechen sind, wenn mir auch die Aufzucht der Puppen zu Imagines nicht gelang. Mein Befund war folgender:



Fig. 28.
Dytiscus-Ei, besetzt mit etwa 15 ausgewachsenen Ichneumonidenlarven. (*Prestwichia* ?). Vergr. 9 ×.

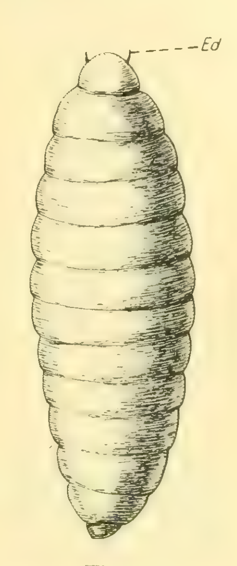


Fig. 29.
Eine aus dem *Dytiscus*-Ei der Fig. 28 isolierte Ichneumonidenlarve (*Prestwichia* ?), *Ed*, Enddornen. Vergr. 30 ×.

In der zweiten Hälfte des April und Anfang Mai 1909 sammelte

[1] Hierher vielleicht auch eine Angabe WESENBERG-LUNDS (l. c., S. 46). Der dänische Autor berichtet, daß einige getrocknete Wirtspflanzen (Alismen) von *Hydaticus* bis zum Juli »eine große Anzahl« tiefschwarze Eier enthielten, die ein wenig später zahlreiche kleine Wespen entließen.

ich bei Marburg (Aföller) in einem pflanzenreichen, flachen Teich zahlreiche *Dytiscus*-Eier, von denen ein Teil mit Hymenopterenlarven besetzt war. Die Eier waren äußerlich durch eine braune Punktierung als infiziert kenntlich, hatten aber im übrigen ihre Gestalt bewahrt. Jedes Ei barg (siehe Fig. 28) 15—20 fußlose, 1,5—2,5 mm lange Maden, die bis auf zwei braune Enddornen (Mandibeln ??, Fig. 29) von weißgelber Farbe waren. Die Parasiten führten lebhafte wurmförmige Bewegungen aus und erfüllten das ganze Ei, waren also zweifellos erwachsen. Die *Dytiscus*-Eier wurden aus ihrer Wirtspflanze herausgelöst, in *Spirogyra* eingebettet und ans Fenster gestellt. Wochenlang war an den Parasiten keine Veränderung zu konstatieren, eine Erscheinung, die indessen nichts Auffälliges an sich hat. Auch die Larven der Gallwespen wachsen schnell zu ihrer vollen Größe heran, bleiben dann aber monatelang im Gallapfel ruhend liegen, ehe sie sich verpuppen (Kirby und Spence 1828, Bd. 3, S. 203). Meine Ichneumonidenlarven verpuppten sich nicht vor Juni und veränderten sich dann während des ganzen Sommers weiter in keiner Weise. Am 14. September wurde ein Teil der 2 mm langen Puppen konserviert und skizziert (vgl. Fig. 30 und 31). Der Rest hielt sich noch längere Zeit unverändert und wurde schließlich verstellt, ohne daß die Imagines inzwischen ausgeschlüpft wären.

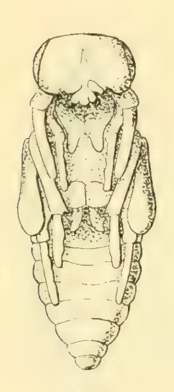


Fig. 30.
Ventralansicht einer aus den Larven der Fig. 28 erzogenen Ichneumonidenpuppe (*Prestwichia* ?). Vergr. 20 ×.

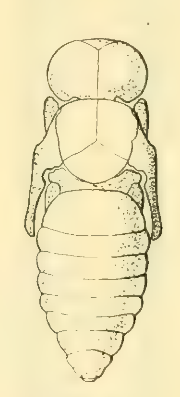


Fig. 31.
Die Puppe der Fig. 30 (*Prestwichia* ?) in der Dorsalansicht. Vergr. 20 ×.

Mit Sicherheit läßt sich aus meinen Befunden die Species des Parasiten nicht bestimmen. Manche biologische und anatomische Züge, vor allem die große Zahl der Puppen (15—20) in einem *Dytiscus*-Ei — es wurden bis 34 Prestwichien in einem Wirtsei beobachtet! — (Ruschka und Thienemann 1913) und die Gestalt dieser Puppen (man beachte die breite Basis des Abdomens!) passen indessen unter den bislang bekannten Süßwasserhymenopteren nur auf *Prestwichia.* Für diese Form spricht auch die lange Puppenruhe. Die Parasiten wurden von mir durchaus nicht bei niederer Temperatur

gehalten. Sie betrug im Mai im Versuchslaboratorium 13—20°, im Juni 15—21°, im Juli 16—21,5° und stieg im August sogar zeitweilig auf 23,5°.

Nach MÜLLER haben die Wasserwespen mehrere Generationen im Jahre, sind also im Spätsommer häufiger als im Frühjahr. Die Imagines von *Prestwichia* wurden bislang nur im Juli (MÜLLER), August (WILLEM) und September (LUBBOCK, S. 141) beobachtet. Die Überwinterung erfolgt nach MÜLLER in Käfereiern, die mit den abgestorbenen Blattstielen auf den Grund der Gewässer sinken.

Nach MÜLLERS Beobachtungen scheinen außer *Anaphes* und *Prestwichia* auch noch andre Wasserwespen die Eier der Dytisciden zu beherbergen. MÜLLER berichtet z. B., auch Braconiden (*Tetrastichus*?) aus den Käfereiern aufgezogen zu haben. Leider wurden die Wespen nicht näher bestimmt.

Marburg, im März 1914.

Literatur über das Embryonalleben.

W. ALT, Über das Respirationssystem der Larve von Dytiscus marginalis L. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. S. 414—443. Leipzig. 1912.

P. BACHMETJEW, Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. Bd. II. Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten. Sophia 1907.

E. BADE, Aus dem Leben des Gelbrandes. In: Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde. XIII. Jahrg. S. 3—6. Magdeburg 1902.

F. BALFOUR-BROWNE, On the Life-History of Hydrobius fuscipes L. In: Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XLVII. Part II. (Nr. 14). S. 317—340. Edinburgh 1910.

— The life-history of a Water-beetle. In: Nature. Vol. XCII. Nr. 2288. p. 20 to 25. London and New York 1913.

A. BERLESE, Gli insetti, loro organisazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. Vol. I. Embriologia e Morfologia. Milano 1909.

H. BLUNCK, Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis L. I. Teil. Die Begattung. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. S. 169—248. Leipzig 1912.

— Das Geschlechtsleben von Dytiscus marginalis L. II. Teil: Die Eiablage. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. S. 157—179. Leipzig 1913.

— Kleine Beiträge zur Kenntnis des Geschlechtslebens und der Metamorphose der Dytisciden. 1. Teil: Colymbetes fuscus L. und Agabus undulatus Schrank. 2. Teil: Acilius sulcatus L. In: Zoologischer Anzeiger. Bd. XLI. S. 534—546 und 586—597. Leipzig 1913.

A. BÖVING, Natural History of the larvae of Donaciinae. In: Intern. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrogeographie. S. 1—108. Leipzig 1910.

P. Buchner, Neue Erfahrungen über intracelluläre Symbionten bei Insekten. In: Naturwiss. Wochenschrift. N. F. Bd. XII. S. 401—406 und 420 bis 425. Jena 1913.

A. F. Burgess, Calosoma sycophanta, its life history, behavior and successful colonization in New England. Bureau of Entomology, Bulletin Nr. 101. Washington 1911.

E. J. Burgess-Sopp, The birth and infancy of Dytiscus punctulatus Fab. In: Annual. Report and Proceedings of the Lancashire and Cheshire Entomological Society. p. 50—57. Southport 1905.

— Some British Diving Beetles. In: Science Gossip. Vol. VII, Nr. 82 und 83. London.

J. Carrière, Die Drüsen am ersten Hinterleibsringe der Insektenembryonen. In: Biolog. Centralblatt. Bd. XI. S. 110—127. Leipzig 1891.

P. Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII. S. 113—168. Leipzig 1900.

C. Demandt, Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. S. 171—299. Leipzig 1912.

J. Donndorff, Europäische Fauna oder Naturgeschichte der europäischen Tiere. Angefang. v. J. Goeze. Bd. VIII: Käfer. Leipzig 1799.

E. Elliot and C. Morley, On the Hymenopterous Parasites of the Coleoptera. In: Trans. Entom. Soc. London for 1907. Part. I. p. 7—75. London 1907.

F. Enock, Aquatic Hymenoptera. In: Nature. Vol. LIV. 1895 and 1896.

— Discovery of the male of Prestwichia aquatica Lubbock. In: Entom. Monthly Mag. (2). Vol. VII. p. 183. London 1896.

K. Escherich, Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig 1906.

— Die angewandte Entomologie in den Vereinigten Staaten. Berlin 1913.

— Die Forstinsekten Mitteleuropas. I. Bd. Allgem. Teil. Berlin 1914.

J. Everts, Coléoptera Neerlandica. Supplement. Lichaamsbouw, ontwikkeling en verblijf. S. Gravenhage 1903.

J. H. Fabre, Bilder aus der Insektenwelt. Übersetzung aus »Souvenirs Entomologiques«. 1. und 2. Reihe in einem Bande. Stuttgart (Kosmos).

J. Fabricius, Systema Entomologiae sistens insectorum Classes, Ordines, Genera, Species. Flensburgi et Lipsiae 1775.

— Species Insectorum. Bd. I. Hambyrgi et Kilonii 1781.

Formanek, Coleopterologische Notizen. In: Wiener entom. Zeitung. 19. Jahrg. Wien 1900.

W. v. Fricken, Naturgeschichte der in Deutschland einheimischen Käfer. Werl 1885 und 1906.

— Entwickelung, Athmung und Lebensweise der Gattung Hydrophilus. Ein auf der 60. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte gehaltener Vortrag. In: Natur und Offenbarung. Bd. XXXIV. S. 30—37. Münster 1888.

A. Friedrich, Der Gelbrand als Fischräuber. In: Natur und Haus. Jahrg. XVI. S. 74—76. Stuttgart 1907.

M. Ganin, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX. S. 381—451. Leipzig 1869.

A. Giardina, Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Primo contributo allo studio dell'oogenesi. In: Internat. Monatsschr. f. Anatomie u. Physiologie. Bd. XVIII. S. 417—484. Leipzig 1901.

A. GIARDINA, Sui pretesi movimenti ameboidi della vesicola germinativa. In: Riv. Sc. Biol. Como 1900.

V. GRABER, Vorläufige Ergebnisse einer größeren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insekten. In: Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XV. S. 630—640. Bonn 1878.

— Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insekten. In: Denkschr. d. math.-naturw. Kl. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. LV. Wien 1888.

E. GÜNTHER, Biologisches über Dytiscus marginalis L. In: Berliner Entom. Zeitschr. Bd. LIV. S. 176—178. Berlin 1909.

K. GÜNTHER, Die Sehorgane der Larve und Imago von Dytiscus marginalis. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. S. 16—115. Leipzig 1912.

R. H., Le Dytisque bordé. In: Feuille des Jeunes Naturalistes. Bd. III. S. 54. 1872—1873.

E. HAASE, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden. In: Morphologisches Jahrbuch. Bd. XV. S. 331—435. Leipzig 1889.

H. HAUPT, Zur Biologie des Gelbrandes. In: Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrarienkunde. Jahrg. 4. S. 430—431 und 441—443. Braunschweig 1907.

K. HEIDER, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. 1. Teil. Jena 1889.

H. HENKING, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV. S. 1—274. Leipzig 1892.

L. HENNEGUY, Les Insectes. Morphologie — Reproduction — Embryogénie. Paris 1904.

R. HEYMONS, Süßwasserhymenopteren aus der Umgebung Berlins. In: Deutsche Entom. Zeitschrift. S. 137—150. Berlin 1908.

R. und H. HEYMONS, Hymenoptera. In: Die Süßwasserfauna Deutschlands. Hft. VII. Jena 1909.

W. HOUGHTON, The great Water-beetle (Dytiscus marginalis). In: The Intellectual Observer. Review of natural History. Vol. VI. London 1865.

W. KIRBY und W. SPENCE, An Introduction to Entomology. 5. ed. (Idem: OKENS Übersetzung, Stuttgart und Tübingen 1823—1833.) London 1828.

E. KORSCHELT, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. S. 537—720. Leipzig 1886.

— Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. Leipzig 1887.

— Zur Bildung der Eihüllen, der Micropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Halle 1887.

— Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. IV (1889). S. 1—154. Jena 1891.

— Zur Embryonalentwicklung des Dytiscus marginalis L. In: Zool. Jahrb., Supplement XV. Bd. II. (Festschrift zum 60. Geburtstag von Geh. Rat. Prof. Dr. J. W. SPENGEL.) S. 499—532. Jena 1912.

— und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spezieller Teil. 2. Heft. Jena 1892.

A. Kowalevski, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. In: Mém. de l'Académie impér. des sciences St.-Pétersbourg. Sér. VII. T. XVI. Nr. 12. 70 Seiten und 12 Tafeln. St.-Pétersbourg 1871.

Th. Lacordaire, Introduction à l'Entomologie. T. I et II. Paris 1834 u. 1838.

K. Lampert, Das Leben der Binnengewässer. Leipzig 1899.

— Idem. 2. Auflage. Leipzig 1910.

R. Leuckart, Über die Micropyle und den feineren Bau der Insekteneier. In: Arch. f. Anat. Physiologie usw. S. 90—257. Jena 1855.

P. Lyonet, Recherches sur l'anatomie et les métamorphoses de différentes espèces d'Insectes, ouvrage posthume. publ. de Haan. Paris 1832.

J. Lubbock, On two aquatic Hymenoptera, one of which uses its wings in swimming. In: Trans. Linn. Soc. of London. Vol. XXIV. p. 135—142. London 1863 (1864).

J. Mangan, The Presence of Maxillulae in Larvae of Dytiscidae. In: Mem. Proc. Manchester liter. philos. Soc. Vol. LVI. Nr. 11. 6 p. Manchester 1912.

Fr. Meinert, Om Mundbygningen hos Insekterne. (Sur l'appareil buccal des insectes.) In: Oversigt over det Kgl. Danske Videnskab. Selskabs Forhandl. 1897. p. 299—324. Kjöbenhavn 1897—1898.

O. Meissner, Wie finden sich die Geschlechter bei den Insekten zusammen? In: Kranchers Entomologisches Jahrbuch. XVII. Jahrg. S. 73—83. Leipzig 1908.

L. Miall, The Natural History of Aquatic Insects. London 1912.

F. Miger, Mémoires sur les larves des Insectes. In: Ann. Mus. d'Histoire Naturelle. T. XIV. p. 441—449. Paris 1809.

W. Müller, Über Wasserwespen. In: Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde. Bd. XXI. 1910. Nr. 24. S. 378—379. Stuttgart 1910.

F. Neureuter, Die Lebensdauer der Insekten. In: Naturwiss. Wochenschrift. N. F. Bd. III. S. 289—292. Jena 1904.

J. Nusbaum, Zur Frage der Segmentierung des Keimstreifens und der Bauchanhänge der Insektenembryonen. In: Biolog. Centralblatt. Bd. IX. S. 516—522. Erlangen 1890.

Oken, Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände. Bd. V. Abt. 3. Stuttgart 1836.

J. Oudemans, De Nederlandsche Insekten. 'S-Gravenhage 1900.

W. Patten, Studies on the Eyes of Arthropods. In: Journal of Morphology. Vol. II. S. 97—190. (II. Eyes of Acilius.) Boston 1889.

T. De Stefani Perez, Osservazioni biologiche sopra un Braconide acquatico, Giardinaia urinator, e descrizione di due altri Imenotteri nuovi. In: Zool. Jahrbücher, Abt. Syst. Bd. XV. S. 625—634. Jena 1902.

F. Plateau, Recherches physico-chimiques sur les articulés aquatiques. 2. partie. Résistance à l'asphyxie par submersion, action du froid, action de la chaleur, température maximum. In: Bull. Acad. sciences Belgique. 41. ann. 2. sér. T. XXXIV. p. 274—321. Bruxelles 1872.

M. Régimbart, Observations sur la ponte du Dytiscus marginalis et de quelques autres insectes aquatiques. In: Ann. Soc. Entom. de France. 5. Sér. T. V. p. 201—206 (1874). Paris 1875.

H. Reuss, Die Fischfeinde aus der niederen Tierwelt. In: Allgemeine Fischerei-zeitung. 31. Jahrg. S. 261—267. München 1906.

A. Rösel, Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigungen 2. Theil. Nürnberg 1749.

P. Rossius, Fauna Etrusca sistens Insecta quae in Provinciis Florentina et Pisana praesertim collegit P. Rossius. Vol. I. Liburni 1790.

E. Rousseau, Les Hyménoptères aquatiques. In: Annales de Biologie lacustre. T. II. p. 388—402. Bruxelles 1907—1908.

H. Rungius, Über eine Besonderheit des Larvendarmes von Dytiscus marginalis, In: Zool. Anz. Bd. XXXV. S. 341—347. Leipzig 1910.

— Der Darmkanal (der Imago und Larve) von Dytsicus marginalis L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. S. 179—287. Leipzig 1911.

F. Ruschka und A. Thienemann, Zur Kenntnis der Wasserhymenopteren. In: Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. IX. S. 48—52 u. 82—87. Berlin 1913.

M. Rupertsperger, Die Eier der Käfer. In: Natur und Offenbarung. Bd. XX. S. 385—397 und 433—442. Münster 1874.

J. Schiödte, Genera og species af Danmarks Eleutherata, at tjene som Fauna for denne Orden og som Indledning til dens Anatomie og Historie. Vol. I. Kjöbenhavn 1840.

V. Schloemp, Der Gelbrandkäfer. In: Nerthus III. Jahrg. S. 14—16. Altona 1901.

W.-A. Schulz, Schwimmende Braconiden. In: Ann. Soc. Entom. Belgique. T. LI. p. 164—173. Bruxelles 1907.

M. de Selys Longchamps, Recherches sur le développement embryonnaire de l'appendice du premier segment abdominal chez Tenebrio molitor. In: Bull. Acad. Roy. de Belgique. p. 413—446. Brüssel 1904.

F. Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Monographie. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.

E. Taschenberg, Die Insekten, Tausendfüßler und Spinnen. In: Brehms Tierleben. 2. Aufl. 4. Abth. Bd. I. Leipzig 1877.

— Idem. Neubearbeitet. Leipzig und Wien 1892.

Wanke, Zur Lebensweise des Gelbrandes. In: Allg. Fischereizeitung. Jahrg. 31. S. 310—311. München 1906.

C. Wesenberg-Lund, Biologische Studien über Dytisciden. In: Internat. Revue der ges. Hydrobiologie und Hydrogeographie. S. 1—129. Leipzig 1912.

— Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. In: Fortschritte der Naturwissenschaftlichen Forschung. Herausgeg. v. E. Abderhalden. 8. Bd. Berlin-Wien 1913. S. 161—286.

W. Wheeler, On the appendages of the first abdominal segment of Embryo Insects. In: Transactions of the Wisconsin Academy of Science, Arts and Letters. Vol. VIII. p. 87—140. Madison, Wisconsin (1890) 1892.

V. Willem, Note sur le mâle de Prestwichia aquatica Lubbock (Hyménoptère de la famille des Myrmarides). In: Ann. Soc. Entom. Belg. T. XL. XII. p. 497—499. Bruxelles 1897.

— Description de Prestwichia aquatica Lubbock. In: Bull. Scient. France et Belgique. Bd. XXX. 4 sér. Vol. IX. p. 265—271. Paris 1897.



Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten.

Von

Hermann Jörschke
aus Markkleeberg.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 57 Figuren im Text und Tafel IV.

Inhalt.

Einleitung.

Während wir über die Facettenaugen der holometabolen Insekten durch zahlreiche Einzeluntersuchungen und eine Reihe größerer zusammenfassender Arbeiten — Kirchhoffer (1908), »Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer«; Dietrich (1909), »Die Facettenaugen der Dipteren«; Johnas (1911), »Das Facettenauge der Lepi-

dopteren«; BEDAU (1911), »Die Facettenaugen der Wasserwanzen«; GEYER (1912), »Beitrag zur Kenntnis der Facettenaugen der Hymenopteren« — gut unterrichtet sind, waren unsre Kenntnisse über den Bau dieser Organe bei den Insekten mit unvollkommener Metamorphose, abgesehen von den Eintagsfliegen, deren Augen von ZIMMER (1898) beschrieben worden sind, bisher nur sehr mangelhaft. Zum Teil mag dies daran liegen, daß die oft sehr starke Cuticula der Orthopteren zu große technische Schwierigkeit bot. Aber die Geradflügler sind überhaupt im Gegensatz z. B. zu Schmetterlingen und Käfern, die durch Farbenpracht und Formenreichtum, außerdem durch ihre verschiedenen und eigenartigen Verwandlungsstufen die Aufmerksamkeit viel mehr auf sich zogen, von Sammlern und Entomologen stets vernachlässigt worden.

Mit Freuden übernahm ich daher die Aufgabe, diese Lücke auszufüllen und die zusammengesetzten Augen der hemimetabolen Insekten, insbesondere der Orthopteren und Termiten, einer genaueren histologischen und physiologisch-biologischen Bearbeitung zu unterwerfen. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. CHUN, auf dessen Anraten ich vorliegende Untersuchungen begann, für die Anregung zu dieser interessanten Arbeit wie auch für die bei ihrer Durchführung erwiesene mannigfache Unterstützung meinen verbindlichsten Dank zum Ausdruck zu bringen. Zu großem Danke verpflichtet bin ich ferner dem Herrn Privatdozenten Dr. med. et phil. O. STECHE, der meine Arbeit in ihrem Werden stets mit freundlicher Teilnahme begleitete und mir gleichfalls in der liebenswürdigsten Weise mit Rat und Tat helfend zur Seite stand.

Material und Technik.

Das Material zu meiner Arbeit fing ich zum größten Teil in der näheren und weiteren Umgebung Leipzigs, außerdem hatte Herr Dr. STECHE die Liebenswürdigkeit, mir seine auf einer längeren entomologischen Exkursion in Kärnten und Krain gewonnene Ausbeute an Orthopteren freundlichst zur Verfügung zu stellen. Aus seinen Zuchten stammen auch die von mir untersuchten Stabheuschrecken. Die Termiten wie auch *Troglophilus cavicola* Koll. wurden mir gütigerweise aus der Sammlung des hiesigen zoologischen Institutes überlassen. Hemimeriden, Mantiden mit Ausnahme von *Mantis religiosa* L., Embiiden und *Termes lucifugus* Rossi erhielt ich durch die Vermittlung des Herrn Professor Dr. R. HEYMONS aus dem Kgl. Zoologischen Museum Berlin. Die zu den Troglophiliden gehörige flügellose Laubheuschrecke

Diestrammena marmorata de Haan, deren eigentliche Heimat Japan ist, wurde in den Gewächshäusern des botanischen Institutes der Universität Leipzig gefangen, wahrscheinlich durch Eier mit Erdballen dahin verschleppt.

Zum Bestimmen benutzte ich, soweit das Material nicht schon determiniert war, Dr. R. Tümpel, »Die Geradflügler Mitteleuropas« (Eisenach 1901).

Was die bei meinen Untersuchungen angewandte Technik betrifft, so diente zum Konservieren ein Gemisch von 6 Teilen konzentriertem Formol, 15 Teilen 96%igem Alkohol, 30 Teilen Aqu. dest. und 1 Teil Eisessig, in dem ich die Tiere gleich abtötete und mehrere Tage je nach der Größe ließ; aber auch ein längeres Verweilen in dieser Mischung war ohne schädlichen Einfluß auf das Material. Bei größeren Objekten wurden die Köpfe vorher abgeschnitten, um ein besseres Eindringen der Konservierungsflüssigkeit zu ermöglichen.

Als ich anfangs in der gewöhnlichen Weise in Paraffin einzubetten versuchte, stieß ich beim Schneiden der Objekte auf scheinbar unüberwindliche Schwierigkeiten, da es mir nicht gelingen wollte, genügend dünne und einigermaßen brauchbare Schnitte durch die oft sehr harten, stark chitinisierten Köpfe der Orthopteren zu erhalten. Wie bereits hervorgehoben wurde, vielleicht mit eine Ursache, warum bisher nur wenig Arbeiten über den feineren Bau der Facettenaugen dieser Insekten vorliegen.

Nach längerem Suchen nach einem geeigneten Verfahren bekam ich durch die Freundlichkeit des Herrn cand. med. Julius Caesar Kenntnis von einer Einbettungsmethode, die dieser bei seiner Arbeit über die Reduktion der Stirnaugen der Insekten im zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br., namentlich bei Hymenopteren, mit Erfolg angewandt hatte. Sein Verfahren — eine Celloidin -Paraffinkombination — verbunden mit der von Bedau bei seinen Untersuchungen über das Facettenauge der Wasserwanzen (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII, 1911, S. 419) benutzten Behandlung der Objekte mit Seifenspiritus ergab endlich auch bei mir die gewünschten Resultate. Es gelang mir so, lückenlose Schnittserien selbst durch die mit sehr starker Cuticula versehenen Köpfe unsrer Feldgrillen zu erhalten, ohne daß ich genötigt war, die Cornea und das harte Chitin im Umkreis der Facettenaugen vorher entfernen zu müssen, was ohne Verletzung der darunter liegenden Gewebe kaum möglich ist.

Bei dieser Methode bringt man die abgeschnittenen Köpfe aus der Konservierungsflüssigkeit zunächst in 70%igen Alkohol und läßt sie

hierin etwa 6 Stunden liegen. Um das Chitin zu erweichen und dadurch das Schneiden zu erleichtern, führt man die Objekte dann in Seifenspiritus über, worin sie je nach der Größe und der Stärke des Chitins mehrere Tage bis 2 Wochen verweilen. Hierauf kommen sie je 6 Stunden in 70%igen, 96%igen und 100%igen Alkohol, schließlich noch in ganz absoluten, dem geglühtes Kupfervitriol zugesetzt ist. Dann werden die Köpfe für längere Zeit — 1—3 Wochen — in eine Lösung von 2 g Celloidin, in 80 Teilen Äther und 20 Teilen absoluten Alkohol gebracht; um diese Celloidinlösung möglichst wasserfrei zu halten, ist es nötig, das Schälchen mit den Objekten in den Exsikkator zu stellen. Ist der Äther und Alkohol aus dieser Mischung soweit verdunstet, daß sie leicht zähflüssig geworden ist, so werden die Köpfe in Cedernholzöl oder Chloroform übergeführt, nachdem äußerlich etwa den Köpfen noch anhaftendes Celloidin durch kurzes Eintauchen in ein Gemisch von 80 Teilen Äther und 20 Teilen möglichst absoluten Alkohol entfernt worden ist. Nach 24 Stunden wird auf dem Thermostaten nach und nach 45gradiges Paraffin zugefügt, worin die Objekte wieder 24 Stunden bleiben. Schließlich kommen sie noch je 1 Tag in 45gradiges und 58gradiges Paraffin; in letzterem werden sie eingebettet.

Dies gemischte Einbettungsverfahren (Celloidinparaffin) hat leider den Nachteil, daß es geraume Zeit in Anspruch nimmt. Daher benutzte ich, wo angängig, bei kleineren und zarteren Objekten, sowie bei frisch gehäuteten Tieren, deren Chitin noch nicht wieder hart geworden war, die Methoden, wie sie von Bedau (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII, S. 419) und Johnas (ibid. S. 219) angegeben werden.

Die Schnitte wurden frontal und sagittal geführt. Sagittalschnitte eignen sich aber nur wenig zur Untersuchung. Die Dicke der Schnitte wechselt je nach der Größe der Objekte und dem Widerstand, den sie dem Mikrotommesser entgegensetzten, von 5—10 μ. Leider stellte es sich als unbedingt erforderlich heraus, jeden Schnitt vor dem Abheben mit Mastixkollodium zu überziehen, um ein Zersplittern zu vermeiden, was natürlich viel Zeit und Geduld erfordert.

Um ein Wegschwimmen der Schnitte beim Beizen, Färben usw. zu verhindern, war es nötig, die getrockneten Tafeln vor dem Einbringen in Benzol mit einem Photoxylinüberzug zu versehen, der vor dem Eindecken in Kanadabalsam — nur selten benutzte ich zur Einbettung Glyzerin — durch kurzes Einführen in eine wasserfreie Alkohol-Ätherlösung wieder beseitigt wurde.

Da der Reichtum an Pigment keine histologischen Einzelheiten

erkennen ließ, wurden die Schnitte in den meisten Fällen depigmentiert. Zur Entpigmentierung verwendete ich zuerst das von ROSENSTADT (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII, 1896, S. 748) angegebene Gemisch von 150 Teilen destilliertem Wasser und je 3 Teilen Salpeter- und Salzsäure, hatte aber damit bei dem sehr hartnäckigen Pigment der Orthopteren nur wenig Erfolg. Besser eignete sich ein Gemisch von 2 Teilen 96%igem Alkohol und 1 Teil Glyzerin, dem mehr oder weniger Salpetersäure zugesetzt wurde.

Gefärbt wurde meist mit Hämalaun, das die besten Resultate ergab, seltener mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und Eisenalaun-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN. Ab und zu wurde noch Hämatoxylin-Molybdänsäure mit vorhergehender kurzer Beize in Eisenalaun benutzt.

Anzugeben ist noch, daß die Figuren mit dem ABBEschen Zeichenapparat (LEITZ) entworfen sind.

Morphologischer Teil.

I. Die Facettenaugen der Orthopteren.

A. Dermaptera.

1. Holodermaptera.

Geschichtliches.

Das Facettenauge von *Forficula auricularia* L. gehört nach den Untersuchungen GRENACHERS (1875, 1877 und 1879) zu den aconen Augen, »in welchen Kristallkegel nicht nachzuweisen sind, sondern diese zeitlebens durch typische Zellen vertreten werden«.

Forficula besitzt nach außen nur mäßig, nach innen stark parabolisch vorspringende Facetten. »Die hinter ihnen gelegenen vier Kristallzellen haben eine etwas abweichende Gesamtform, indem sie eine Art von ziemlich dünner, der Facettenwölbung sich genau anschließender Hülle bilden, die sich in ein kurzes, axial gelegenes Spitzchen zwischen die Hauptpigmentzellen und gegen das Vorderende der Retinula fortsetzt.« Die beiden Hauptpigmentzellen sind von beträchtlicher Größe und ragen stark nach den Seiten hin vor.

Die Retinula hat etwa die Gestalt einer umgekehrten Champagnerflasche. Die Sehzellen sind, eine Eigentümlichkeit der aconen Facettenaugen, ziemlich gut voneinander isoliert. Eine derselben steht in der Mitte des Ganzen, umgeben von sechs andern pallisadenartig angeordneten. Das centrale Stäbchen übertrifft an Länge die peripherischen; alle aber sind vorn und hinten gleich dick und endigen nach

beiden Seiten hin abgerundet. Das centrale ist ziemlich cylindrisch und in die Achse der zugehörigen Zelle eingesenkt, die randständigen bilden einzeln prismatische Cuticularsäume, die sich zu einem sechsseitigen hohlen Prisma zusammenfügen, welches das Centralstäbchen umschließt. Die Kerne der Sehzellen liegen hinter den Stäbchen im Beginn der halsartigen Verengerung der Retinula. Umhüllt sind die Retinulae von fadenförmig verlängerten Pigmentzellen zweiter Ordnung.

Diese fast wörtlich wiedergegebenen Ausführungen Grenachers werden von Carrière (1885) im wesentlichen nur rekapituliert. Nach seinen Beobachtungen wird das distale Ende jeder Retinula von sechs kleinen Nebenpigmentzellen kranzförmig umgeben. Neu sind seine Angaben über das Gehirn. »Der Ganglienapparat des Auges ist im Verhältnis zu andern Insekten sehr einfach gebaut. Das centrale Ganglion opticum liegt dem Gehirnganglion dicht an, und die von ihm ausstrahlenden Nervenfasern vereinigen sich zu mehreren dicken Stämmen, welche sich kurz darauf in ebensoviel dünne Stränge von Nervenfasern teilen, als Einzelaugen vorhanden sind. In gleichmäßigen Abständen durchsetzten diese isolierten Stränge die Basalmembran und treten in das Innere des Auges. Das Pigment, mit welchem sie dort versehen sind, setzt sich nach außen bis in die Nervenstämme hinein fort.« Außerdem will er ein vom Augenganglion innerviertes rudimentäres Larvenauge gesehen haben.

Eigene Untersuchungen.

Zur Untersuchung gelangten Männchen, Weibchen und verschiedene Jugendstadien unsers gemeinsten Ohrwurms, *Forficula auricularia* L. Da bisher von den Dermapteren nur das Facettenauge dieser lichtscheuen, nach Verhoeff (1909) trotz hochentwickelter Flugorgane flugunfähig gewordenen Art berücksichtigt wurde, hätte ich gern zum Vergleich noch einen andern Vertreter dieser Familie herangezogen. *Labia minor* L., eine auch am Tage fliegende Forficulide, soll zwar in der Umgebung Leipzigs nicht allzu selten vorkommen, leider gelang es mir aber nicht, sie auf Exkursionen zu erbeuten, noch anderweit gut konserviertes Material zu erhalten.

Forficula auricularia L.

Da Grenacher und Carrière bereits eingehende Beschreibungen vom Facettenauge des Ohrwurms gegeben haben, könnte es überflüssig erscheinen, wenn ich nochmals hierauf zurückkomme. Im Grunde genommen begann ich meine Studien über das Facettenauge

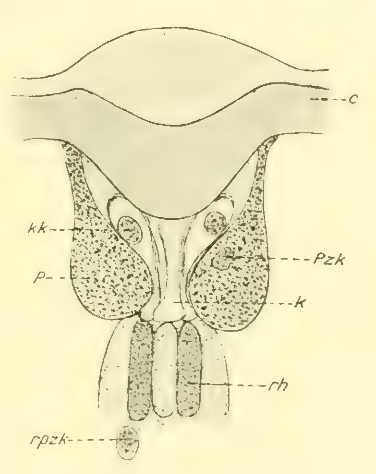
der Orthopteren eigentlich auch nur mit *Forficula*, um mich an der Hand der ausführlichen und zugleich vorbildlichen Arbeiten GRENACHERS und CARRIÈRES über das Facettenauge überhaupt genauer zu informieren. Hierbei erhielt ich jedoch in vielen Punkten derartig abweichende Resultate, daß es angebracht erschien, die übrigen bisher untersuchten Orthopterenaugen ebenfalls einer Revision zu unterziehen. Es sind die Facettenaugen der Maulwurfsgrille oder Werre, *Gryllotalpa gryllotalpa* L. (*vulgaris* Latr.), über die von GRENACHER (1879) und CARRIÈRE (1885) Mitteilungen erschienen sind, und die von denselben Forschern und von HESSE (1901) bearbeiteten Augen der Küchenschabe *Stylopyga* (*Periplaneta*) *orientalis* L. Auch hier kam ich teilweise zu ganz andern Ergebnissen als die genannten Autoren, was wohl nicht zum wenigsten den verbesserten technischen Hilfsmitteln zuzuschreiben ist.

Forficula auricularia L., der wie allen Forficuliden Ocellen fehlen, besitzt ziemlich große, tiefschwarze Facettenaugen. Die Augen erheben sich kaum über die Körperoberfläche. Im Anschluß an bisherige Anschauungen liegt es nahe, die geringe Wölbung der Facettenaugen mit dem Leben des Tieres unter Steinen, in Baumritzen und ähnlichen Schlupfwinkeln, wozu es durch seinen platten geschmeidigen Körper vorzüglich geeignet ist, in Verbindung zu bringen. Nach der Meinung EXNERS (1891) z. B. würde eine stark vorspringende Cornea unter derartigen Verhältnissen den Insulten nicht widerstehen können. Bei meinen Untersuchungen stieß ich auf zahlreiche Fälle, die sich dem nicht fügen. So haben, um nur ein Beispiel anzuführen, die Termiten trotz ihrer minierenden Tätigkeit sehr stark vortretende Facettenaugen. Eine flache Cornea als Anpassung des Insekts an das Leben in Rindenritzen und andern derartigen Verstecken zu erklären, dürfte demnach wohl nicht ohne weiteres angängig sein. Vielmehr ist bei Tieren, die bei ihrer unterirdischen Lebensweise eines besonderen Schutzes bedürfen wie etwa die Maulwurfsgrille, mit der gesamten Cuticula auch die Cornea auffällig stark verdickt, das Auge dadurch genügend geschützt.

Besondere Larvenaugen treffen wir beim Ohrwurm nicht. Sie fehlen den hemimetabolen Insekten, finden sich nur bei Insekten mit vollkommener Metamorphose. Bei den Insekten mit unvollkommener Verwandlung gleicht die aus dem Ei schlüpfende Larve schon im wesentlichen der Imago »und ist daher gleich von Anfang an mit Facettenaugen ausgestattet« (LINK 1909). Trotzdem behauptet CARRIÈRE bei *Forficula auricularia* L. Larvenaugen beobachtet zu haben.

In Fig. 110 seines Werkes »Die Sehorgane der Tiere« (1885), die einen »senkrechten Schnitt durch die Mitte des Auges einer *Forficula auricularia*« wiedergibt, liegt dem Ganglion opticum ventral, der von der Körperoberfläche losgelöste »Rest des Larvenauges« an. Diese Abbildung hat als »Querschnitt durch das Facettenauge und das Stemma eines Ohrwurms« selbst in neuere Lehrbücher, wie HERTWIG (1907), Eingang gefunden. Ich selbst habe eine große Anzahl Imagines und Nymphen speziell hierauf untersucht, konnte aber nie Spuren von »rudimentären Larvenaugen« entdecken. Möglich ist, daß CARRIÈRE irrtümlicherweise einen der vom Ganglion opticum ausstrahlenden dicken pigmentierten Nervenstämme als »Rest des Larvenauges« angesprochen hat.

Trotz ihrer Größe werden die Augen des Ohrwurms doch nur je von etwa 300 Facetten zusammengesetzt. Demnach müssen die einzelnen Cornealinsen sehr breit sein und sie sind es auch (s. Textfig. 1 *c*). Dies Verhalten läßt sich bei vielen Dämmerungsformen konstatieren. Die Nachtschmetterlinge haben größere Facetten als die Tagschmetterlinge, denn je größer die Linse, umso lichtstärker ist das Auge. Und auch bei *Forficula* ist es eine Anpassung an das nächtliche Dunkel. »Am Tage findet man die Ohrwürmer in ihren Verstecken; ihr lichtscheues Verhalten zeigt schon, daß sie nächtliche Tiere sind. So scheu sie am Tage sind, so lebhaft und munter sind sie in der Nacht, wo sie eifrig ihrer Nahrung nachstellen« (TÜMPEL 1901).



Textfig. 1.
Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums von *Forficula auricularia* L. ♀.

Die Divergenz der Augenkeile ist sehr groß. Höchstens fünf bis sechs Ommatidien kommen nach HESSE (1908) auf einen Winkel von 40°, der z. B. bei *Dytiscus* von 30 Facettengliedern eingenommen wird. Da jedoch Vitrella und Rhabdomere noch völlig intakt sind, geht DIMMOCK (1884) sicher zu weit, wenn er dem Ohrwurm nur die Möglichkeit des Helldunkelsehens zuschreibt. Zum mindesten müssen wir ihm ein wohlentwickeltes Richtungssehen zusprechen, da infolge der Anordnung des Pigments in den Facettenaugen nur Strahlen aus einer

bestimmten Richtung zur Perception gelangen. Aus Beobachtungen, die VERHOEFF in seinem Aufsatz »Zur Biologie europäischer Ohrwürmer« (1909) mitteilt, geht meines Erachtens aber zweifellos hervor, daß *Forficula auricularia* L. ein gewisses Formenunterscheidungsvermögen besitzen muß. Natürlich bedeutet, wie HESSE bemerkt, die starke Divergenz der Ommen eine sehr geringe Genauigkeit der Bilder auch für mäßig entfernte Objekte.

Wie ich schon anführte, ist das Facettenauge von *Forficula auricularia* L. den aconen Augen zuzurechnen, »in welchen Kristallkegel nicht nachzuweisen sind, sondern diese zeitlebens durch typische Zellen vertreten werden«.

Nach GRENACHER (1879) finden wir »überall hinter der Corneafacette eine bestimmte Anzahl von Zellen, deren Funktion in erster Linie in der Ausscheidung der Facette selbst besteht. Sie haben im allgemeinen die Gestalt eines mit der Spitze nach innen gerichteten Kegels; in weitaus den meisten Fällen beträgt ihre Anzahl vier«. Bei den aconen Augen sollen diese Zellen in unverändertem Zustande während des ganzen Lebens persistieren, bei der zweiten Hauptgruppe dagegen, den euconen Facettenaugen, außer der Cornea noch »ein mehr oder weniger festes, völlig durchsichtiges und meist stark lichtbrechendes Gebilde«, den Kristallkegel ausscheiden.

Dieselben Anschauungen vertritt CARRIÈRE (1885), was nicht wundernimmt, da es sich bei dem Abschnitt über das Arthropodenauge in der Hauptsache um eine Wiedergabe der GRENACHERschen Arbeit handelt.

In neuerer Zeit haben sich KIRCHHOFFER (1908) und BEDAU (1911) mit aconen Insektenaugen befaßt. Ersterer untersuchte die Augen pentamerer Käfer, letzterer die der Wasserwanzen. Beide stehen auf dem Standpunkt GRENACHERS, daß die Cornea ein Abscheidungsprodukt der Kristallzellen ist. — Diese Ansicht hatte sich aber schon längst überlebt.

In seiner im Jahre 1905 erschienenen Arbeit "Structure and development of the compound eye of the Honey Bee" war PHILIPPS auf Grund seiner Befunde zu der Überzeugung gekommen, daß die Facette nicht von den Kristallzellen, sondern von den Hauptpigmentzellen "and possibly also by the outer pigment cells" abgesondert wird. Schon PATTEN (1887) "Development of the eyes of Vespa" gibt an, daß an der Ausscheidung der Cornealinsen ein besonderes, von den die Kristallkegel produzierenden Zellen verschiedenes Zellager beteiligt ist.

Dieselbe Ansicht vertritt BERLESE »Gli Insetti« (1909) «Cellule

corneagene. Esse sono cellule ipodermali che in seguito alla secrezione della cornea mutano ufficio, divenendo pigmentarie (principali). Corrispondono al cosidetto corpo vitreo degli archeommi, però ne diversificano per caratteri morfologici e per la loro fine. Ê singolare che mentre si discono corneagene, intanto dalla maggioranza degli autori si ammette bonamente che la cornea sia segregata dalle cellule cristallogene che, di poi, segregherebbero anche il cristallino. Parlando dello sviluppo dall'ommatidio mostreremo che la cornea è segregata dalle cellule corneagene, che solo più tardivamente (nei Pterigoti) discendono ai lati del cristallino per divenire pigmentarie.

Nell'ommatidio esse sono soltanto in numero di due. Si trovano subito sotto la cornea. Esse si mantengono in questa regione negli Apterigoti e quivi conservano il loro carattere, ma già sono ridottissime in forme più alte (in Periplaneta) e spostate di poi, come si è detto.»

Gleich von vornherein möchte ich bemerken, daß sich die Resultate meiner Untersuchungen mit denen PHILIPPS und BERLESES insofern vollständig decken, als auch nach meinen Beobachtungen Haupt- und Nebenpigmentzellen, in aconen wie euconen Facettenaugen, die eigentlichen Corneaproduzenten sind, die Kristallzellen, die sogenannten SEMPERschen Zellen, liefern einzig und allein den Kristallkegel.

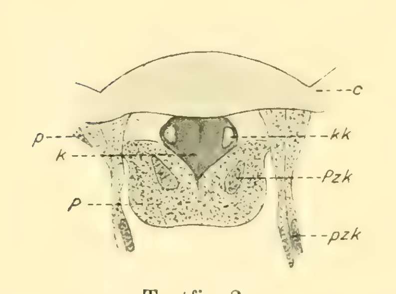
Neuerdings vertritt KIRCHHOFFER, »Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* Fabr.« (1910), die Ansicht, daß sich an der Bildung der Cornea anfangs nicht nur die SEMPERschen Zellen, sondern auch die Haupt- und Nebenpigmentzellen beteiligen.

Entsprechend der gewaltigen Entwicklung ihrer Mutterzellen, der Hauptpigmentzellen (s. Textfig. 1 *P*) sind die Cornealinsen des *Forficula*-Auges ungemein groß. Sie sind nach außen kaum, nach innen stark parabolisch gekrümmt.

Die Cornea ist wie die der meisten Insekten zweischichtig. Von den beiden Schichten ist die nach außen gewandte homogen, während sich die innere aus mehreren konzentrischen Lamellen aufbaut. Da das Auge ein umgewandelter Bezirk der Hypodermis ist, selbst hinsichtlich des Pigments ist es nicht als ein gesonderter Teil derselben zu betrachten, ist die Cornea ihrer Natur nach dasselbe wie die umgebende Cuticula. Auch letztere läßt deutlich zwei Lagen unterscheiden, die obere dünnere Epidermis und die untere in der Regel stärkere Dermis. Da die Cornea also weiter nichts ist als eine modifizierte Partie des Chitins, ist es erklärlich, daß ihre Dicke der der

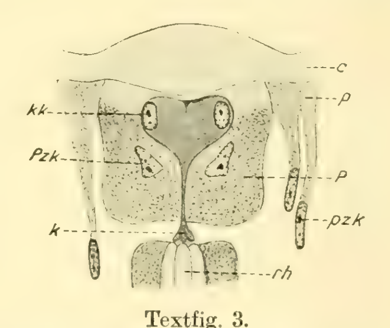
allgemeinen Chitindecke entspricht, und daß die Corneaschichten am Augenrand in die entsprechenden Lagen der Cuticula übergehen.

Bei der Beschreibung der Facettenaugen von *Mysis*, wo sich die Cornea gleichfalls konstant »aus mindestens zwei schalenförmig ineinandergreifenden Lamellen« aufbaut, bemerkt CHUN (1896): »Ich glaubte anfänglich, daß es sich um eine Häutung handle, überzeugte mich indessen späterhin, daß die beiden Lamellen am Ringwall zusammenfließen und eine bleibende Eigentümlichkeit der Cornea abgeben.« Mit Hilfe von Schnittserien durch in Häutung begriffene Phasmiden, Grylliden und Termiten, sowie von Schnitten durch frisch gehäutete Forficuliden, Blattiden u. a. erhielt ich genauen Aufschluß über die Entstehung der verschiedenen Corneaschichten. Die Zweischichtigkeit der Cornea ist das Endprodukt der Häutung.



Textfig. 2.

Forficula auricularia L. Längsschnitt durch den distalen Ommenteil einer frisch gehäuteten Nymphe. Oc. 1 Ap.



Textfig. 3.

Längsschnitt durch den distalen Ommenteil einer frisch gehäuteten *Forficula*-Nymphe. Oc. 1 Ap.

Die Cornea (*c*) einer frischgehäuteten, schneeweißen Nymphe — nur die Augen waren tiefschwarz — von *Forficula auricularia* L. hat das in Textfig. 2 und 3 dargestellte Aussehen. Allein die dünne homogene Epidermis ist, wie man sieht, vorhanden, die dicke lamellöse Dermis ist noch nicht ausgebildet. Schnitte durch kurz vor der Häutung stehende Nymphen von *Gryllotalpa gryllotalpa* L. und *Dixippus* (*Carausius*) *morosus* Br., die indische Stabheuschrecke, belehrten mich, daß diese strukturlose helle Außenschicht bereits unter der alten abgesprengten Cornea angelegt ist. Sie entsteht durch Secretion, während die Innenschicht, die sich aus einzelnen chitinösen Lamellen zusammensetzt, erst nach vollzogener Häutung durch Umwandlung des Protoplasmas der Matrixzellen gebildet wird. Die distalen Lamellen sind demnach die ältesten. Bei Betrachtung mit Apochromat und Compensationsocular läßt sich häufig an letzteren eine feine verticale Streifung

erkennen. Dies ist keine besondere Eigenschaft der Cornea, denn u. a. hat BIEDERMANN, »Über die Struktur des Chitins bei Insekten und Crustaceen« (1902), »durchgehend eine fibrilläre Struktur des Chitins nachgewiesen«. Im Anschluß an HOLMGREN, »Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten« (1902), haben wir es mit starren chitinisierten und verklebten Flimmerhaaren (Stäbchensäumen) zu tun.

Bekanntlich unterscheiden sich die beiden Corneaschichten vor allem durch ihr verschiedenes Tinktionsvermögen. Die innere färbt sich stark mit Hämatoxylin, Hämalaun und Carmin, die äußere nicht. Bei der Färbung mit HEIDENHAINschem Hämatoxylin färbt sich dagegen die obere stärker als die untere. Aller Wahrscheinlichkeit nach hängt dies damit zusammen, daß die Außenschicht der Cuticula, wie VOSSELER (1894) angibt, aus Chitin, die innere aus Cellulose besteht. Nach HOLMGREN (1902) reagiert die eine basophil, die andre acidophil.

An die Cornealinse reiht sich distal der Kristallzellkomplex, die Vitrella CARRIÈRES an. Was ihre Form anbetrifft, so vergleicht sie CARRIÈRE (1885) mit einem Traubenkern, dessen Spitze von den beiden hörnchenförmigen Hauptpigmentzellen umfaßt wird. Auch bei GRENACHER (1879) setzt sich die flache Kristallzellgruppe in ein kurzes, axial gelegenes Spitzchen zwischen die Hauptpigmentzellen und das Vorderende der Retinula fort.

Dem kann ich nicht beipflichten. In Textfig. 1 ist ein distaler Ommenteil aus dem Auge von *Forficula auricularia* ♀ abgebildet. Die Vitrella (*k*) hat etwa die Gestalt einer Schale, deren kurzer Fuß den distalen Enden der Rhabdomere aufsitzt. Die in Textfig. 2 zur Darstellung gebrachte Vitrella (*k*) einer Nymphe stimmt eher mit der von GRENACHER und CARRIÈRE gegebenen Beschreibung überein, ist nur nicht genau median getroffen wie Textfig. 3. Demnach scheinen beide der weitverbreiteten irrigen Ansicht zu huldigen, daß bei den hemimetabolen Insekten die Ommata der Imago- und Nymphenaugen vollkommen gleich gebaut sind. Daher übertragen sie die bei der Nymphe gewonnenen Resultate ohne weiteres auf das fertige Insekt. Im Laufe der weiteren Untersuchungen werde ich noch häufig Gelegenheit haben, darauf hinzuweisen, daß abgesehen davon, daß neben dem Wachstum des Tieres eine Vermehrung der Facettenglieder einhergeht, im feineren Bau der Ommatidien zwischen den Jugendstadien und den völlig ausgewachsenen Individuen beträchtliche Unterschiede bestehen. Die Om-

men der Nymphenaugen sind Embryonalstadien der Ommatidien des Imagoauges.

Nach der Ansicht GRENACHERS und seiner Nachfolger sind die Kristallzellen des aconen Auges »typische Zellen«, Zellen die in unverändertem Zustand während des ganzen Lebens persistieren. — Das ist nicht der Fall. Die Kristallzellen sind deutlich chitinisiert. Ihr Inhalt hat gar keine Ähnlichkeit mit dem Plasma der Retinula- und Pigmentzellen. Sie verhalten sich gegen Farbstoffe genau so wie die Cornea und die cuticularen Rhabdomere. Daß die vier Kristallzellen chitinös sind, ist nicht weiter verwunderlich. Im Gegenteil, es wäre sogar merkwürdig, wenn sie wirklich, wie GRENACHER u. a. meinen, zeitlebens unverändert bleiben sollten.

Wie ich schon andeutete, ist das Facettenauge aus der Hypodermis hervorgegangen. Die Augenelemente sind also sämtlich umgewandelte hypodermale Zellen. Die Hypodermiszellen sind die chitinbildenden Matrixzellen. Auch die modifizierten Hypodermiszellen, aus denen das Facettenauge besteht, haben ihren chitinogenen Charakter beibehalten. Haupt- und Nebenpigmentzellen sondern die Cornea ab, die Retinulazellen als äußere Cuticularsäume die Rhabdomere und die Kristallzellen des euconen Facettenauges den chitinösen Kegel. Die Kristallzellen des aconen Auges chitinisieren einfach, so daß sich die Zellkerne im Gegensatz zu den euconen und pseudoconen Facettenaugen im Innern der zugehörigen Vitrellasegmente finden. Es würde unverständlich bleiben, wenn sie allein ihre ureigne Bestimmung verleugnen würden. Der Unterschied zwischen aconen und euconen Facettenaugen verwischt sich noch dadurch, als auch im euconen Auge die Kristallkegelgenese »als eine Art innerer Ausscheidung bzw. Umbildung eines Teiles des Protoplasmas der SEMPERschen Zellen« (JOHANNSEN 1893) aufzufassen ist. — Daß die Konsistenz der verschiedenen gebildeten Substanzen nicht dieselbe ist, erklärt sich dadurch, daß die Chitinbildung durch Epithelzellen, wie HOLMGREN (1902) fand, von dreierlei Art ist. Ich erinnere nur an die verschiedenen Schichten der Cornea und des Integuments.

Die vier Kristallzellen werden von zwei durch ihre Größe auffallende Hauptpigmentzellen (Pigmentzellen erster Ordnung) umgeben, die den Zellkegel mit einem dichten Pigmentmantel umhüllen und so optisch isolieren. Auf Querschnitten (s. Textfig. 4*a* u. *bP*) erscheinen sie sichelförmig, ebenso ihre ansehnlichen Kerne. Jede der beiden Zellen umgreift die Hälfte der Vitrella. Ihre Trennungslinie geht fast stets durch die Mitte zweier sich gegenüberliegender Zellkegelsegmente (vgl. Text-

fig. 4*a*). Diese Lage nehmen sie in allen von mir untersuchten Arthropodenaugen ein. Soweit ich die Literatur übersehe, wurde bis jetzt noch nicht darauf aufmerksam gemacht. Es wird dadurch ein festerer Zusammenschluß der SEMPERschen Zellen bzw. des Kristallkegels bewirkt, als wenn etwa die Trennungsebene mit einer der natürlichen Halbierungsebenen des Kegels zusammenfallen würde. — Auf Längsschnitten läßt das Plasma der Hauptpigmentzellen deutlich zwei Schichten unterscheiden. Besonders scharf tritt dies in Textfig. 2 hervor, die dem distalen Abschnitt eines Nymphenommatidiums entspricht. Die äußere im Wege des einfallenden Lichtes liegende Plasmapartie ist pigmentfrei, die innere mit dunklem Pigment angefüllt. Die Hauptpigmentzellen liegen der Innenfläche der Facette eng an. Schon daraus, daß die Berührungs-



Textfig. 4 *a—d*.
Querschnitte durch Ommatidien von *Forficula auricularia* L. in verschiedener Höhe.

fläche von Cornea und Hauptpigmentzellen zumal im jugendlichen Alter bedeutend größer ist, als die von Kristallzellen und Cornea folgt meiner Meinung nach schon, daß wir in ersteren die Corneaerzeuger zu sehen haben, so daß es mir einfach rätselhaft bleibt, daß die meisten Autoren bisher die Facette für ein Ausscheidungsprodukt der Kristallzellen halten. Es wäre doch höchst sonderbar, wenn der Kristallzellkomplex im euconen Auge distal die einheitliche Cornea absondern würde, nach innen die streng voneinander getrennten, nach ihrer Ansicht gleichfalls durch äußere Abscheidung entstandenen Kegelsegmente.

Zwischen den einzelnen Ommen finden sich zahlreiche schmale Nebenpigmentzellen (Pigmentzellen zweiter Ordnung). Daß jedes Omma distal von sechs Nebenpigmentzellen kranzförmig umgeben wird, wie CARRIÈRE behauptet, läßt sich nicht aufrecht erhalten. Ihre Kerne liegen in der Höhe der oberen Retinulaenden und unterscheiden

sich durch ihre langgestreckte Form von den rundlichen Kernen der Sehzellen. Die Nebenpigmentzellen setzen sich mit distaler Verbreiterung an die Cornea an (vgl. Textfig. 2*p*). Sie gleichen ganz den verlängerten, ebenfalls pigmentierten hypodermalen Zellen, in die die Augenelemente übergehen, und die ihrerseits wieder den Hypodermiszellen vom gewöhnlichen Habitus Platz machen. Da die länglichen Hypodermiszellen am Augenrande doch allein für die Abscheidung der hier besonders starken Chitindecke in Frage kommen, ist es mir unverständlich, daß man denselben interstitiellen Hypodermiszellen im Facettenauge bis heute jede Beteiligung an der Produktion der Cornea abgesprochen hat. Auch Philipps (1905) spricht nur davon, daß die Linse »vielleicht« auch von den Nebenpigmentzellen secerniert wird. Meiner Überzeugung nach sind sie ebenfalls Chitinmatrixzellen, zumal in Augen, wo zwischen den einzelnen Cornealinsen große Zwischenräume auftreten. Natürlich kommen für die Abscheidung der Facette in erster Linie die Hauptpigmentzellen in Betracht. Wie die Kerne der Hauptpigmentzellen liegen auch die der Nebenpigmentzellen, besonders gut konnte ich dies bei den Locustiden verfolgen, bei jungen Nymphen dicht unter der Cornea, während sie bei den fertig entwickelten Individuen proximalwärts gewandert sind.

Bezüglich der Retinula decken sich meine Befunde gleichfalls nicht mit denen Grenachers. Grenacher und Carrière konnten sieben Sehzellen nachweisen, und zwar sind, wie in den meisten aconen Augen »die Zellen ziemlich gut voneinander isoliert, und eine derselben, die häufig durch eine stärkere Entwicklung ausgezeichnet ist, steht in der Mitte des Ganzen, die sechs andern pallisadenartig darum«.

Da ich im Anschluß an Exner u. a. und auf Grund meiner eignen Befunde die Rhabdomere für äußere Cuticularsäume halte, war ich von vornherein überzeugt, daß Grenachers Behauptung, daß das centrale Stäbchen in die Achse der zugehörigen Zelle eingesenkt sei, auf ungenügender Beobachtung beruht. Es gelang mir ohne Mühe hinter dem centralen siebenten Retinulakern einen achten zu entdecken. Ich verweise auf Textfig. 4*c* und *d*, Querschnitte der Retinula auf verschiedener Höhe, die dies besser veranschaulichen, als langatmige Beschreibungen tun können. Die Retinulakerne sind in zwei Gruppen angeordnet. Zwei Kerne liegen unter dem centralen, scheinbar einheitlichen Rhabdomer, die sechs Kerne der peripheren Sehzellen etwas distaler aber ebenfalls proximal von den Rhabdomeren. Zwischen dem Plasma der Retinulazellen und den Rhabdomeren sind kleine helle Zonen zu erkennen. Holmgren, »Über das Verhalten

des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten« (1902), führt aus: »Während der Zellkörper im übrigen durch Eisenhämatoxylin ziemlich dunkel gefärbt wird, bleibt eine dünne Lamelle desselben, die an die Chitinschicht grenzt, von dieser Farbe unberührt.« Es ist die Schaltzone HESSES.

Was den ganglionären Apparat des *Forficula*-Auges anbetrifft,



Textfig. 5.
Längsschnitt durch den Ganglienapparat von *Forficula auricularia* L. ♂. Oc. 1, Obj. A.

stimme ich zwar gleichfalls in vielen Punkten nicht mit CARRIÈRE überein, z. B. war eine Nervenkreuzung sehr wohl zu bemerken, doch sehe ich von einer eingehenden Kritik ab. Der Hinweis auf Textfig. 5 mag genügen.

Im Hinblick auf die in Textfig. 6*a* und *b* dargestellten Retinulaquerschnitte seien mir noch einige Bemerkungen über die Verteilung des Pigments gestattet.



Textfig. 6*a* und *b*.
Querschnitt durch den distalen Abschnitt einer Retinula. *a*. von *Forficula auricularia* L. ♂ (Pigment in Dunkelstellung); *b*. von *Forficula auricularia* L. ♀ (Pigment in Lichtstellung). Oc. 1. Ap.

In Textfig. 6 *b*, einem Querschnitt durch den perzipierenden Ommenteil eines *Forficula*-Weibchens, das ich dem Lichte aussetzte und im Lichte abtötete, liegt die Hauptmasse des Retinapigments den Rhabdomeren dicht an. Eine sogenannte Schaltzone hebt sich nicht ab. Textfig. 6*a* stammt aus dem Auge eines im Dunkeln gehaltenen Männchens, das auch im Dunkeln abgetötet wurde. Das Pigment ist peripher verlagert. Zwischen den Rhabdomeren und dem Pigment befindet sich eine helle pigmentfreie Zone. Nach der Anordnung des

Pigments gehört das Facettenauge des Ohrwurms zu den Appositionsaugen, »wo ein Rhabdom jeweils nur Licht empfängt, das durch die zugehörige Corneafacette eingedrungen ist« (Demoll 1909). Nach Exner soll zwar nur in Superpositionsaugen Pigmentwanderung vorkommen, doch sind inzwischen zahlreiche Fälle von Hell- und Dunkelstellung des Pigments auch in typischen Appositionsaugen bekannt geworden; bei den Orthopteren bisher nur von *Stenobothrus pratorum* durch Stefanowska «La disposition histologique du pigment dans les yeux des arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète» (1892). Nach Demoll werden durch diese Änderung der Pigmentstellung die Appositionsaugen nicht in funktionelle Superpositionsaugen übergeführt, sondern diese Verlagerung geht innerhalb der Appositionsaugen vor sich.

Anführen möchte ich noch, daß sich in dem Auge der frisch gehäuteten, weichen Nymphe auffällig wenig Pigment findet, obgleich das Auge tiefschwarz auf weißem Grunde erschien. Auch im Verlauf der Nervenstränge hinter der Basalmembran ist weniger Pigment vorhanden wie sonst. Es ist also nicht aus dem Auge ausgewandert. Ob es durch chemische Veränderung unsichtbar geworden oder völlig geschwunden war, konnte ich nicht feststellen.

Das Facettenauge von *Forficula auricularia* L. ist das einzige acone Auge, das ich untersucht habe. Die Augen der Orthopteren, der gesamten hemimetabolen Insekten sind meist eucon. Nur die Blasenfüßer (Thysanopteren oder Physopoden) scheinen ebenfalls acone Augen zu besitzen, wenigstens nach der Mitteilung Buffa's »Contributo alla studio anatomico della *Heliothrips haemorrhoidalis* Fabr.«.

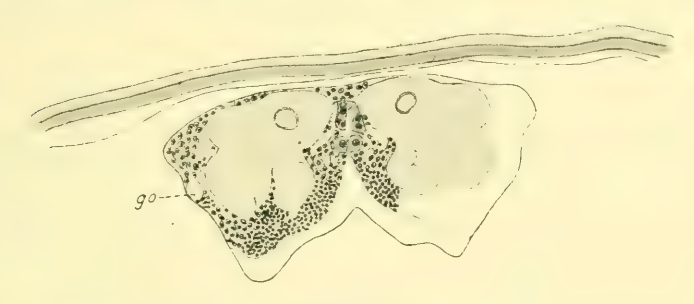
2. Dermodermaptera.

Untersucht wurden mehrere Exemplare von *Hemimerus talpoides* Walk. aus Deutsch-Ostafrika. Nach der geringen Zahl der Fühlerglieder zu urteilen, es lagen nur Kopf und ein Teil des Thorax vor, war eins der Tiere eine Larve, da nach Verhoeff (1905) und Vosseler (1907) die Imagines elfgliedrige Antennen besitzen.

Hemimerus talpoides Walk.

Hemimerus ist blind. «Les yeux manquent», schreibt Saussure in seiner «Note supplémentaire sur le genre *Hemimerus*», «et semblent être remplacés par une sorte de dépression par une petite pièce étroite qui est comme incrustée sur le bord antérieur de la tête, en dedans de l'origine des antennes.» Ich selbst konnte bei äußerlicher Betrachtung des

Kopfes nicht die kleinste Andeutung des ehemaligen Bestehens von Sehorganen erkennen. Auf Querschnitten durch das Gehirn läßt sich jedoch jederseits am Cerebralganglion, wo auf entsprechenden Schnitten durch normale Insektengehirne die Sehganglien liegen, ein Ganglion nachweisen (s. Textfig. 7 *go*), das wahrscheinlich den Rest des ganglionären Augenapparates repräsentiert. Die Seiten des Protocerebrums sind an dieser Stelle leicht ausgebuchtet. Ob dies mit *go* bezeichnete Gebilde wirklich ein optisches Ganglion ist, kann natürlich erst durch Vergleich mit verwandten augenbegabten Formen mit Sicherheit entschieden werden. Sehnerven sind nicht zu entdecken, ebensowenig rückgebildete Facettenaugen in Gestalt modifizierter Hypodermisbezirke. Am Kopf können daher Augenspuren nicht auftreten, und was die Behauptung SAUSSURES betrifft, so macht bereits HANSEN, "On the Structure and Habits of *Hemimerus talpoides*



Textfig. 7.
Querschnitt durch das Gehirn von *Hemimerus talpoides* Walk. Oc. 1, Obj. A.

Walk." (1894), darauf aufmerksam, daß die «petite pièce étroite» nichts weiter ist als "the articular membrane of the mandible or the upper exterior part of the mandible, visible on the upper side of the head".

Hemimerus lebt auf dem Fell der Hamsterratte, *Cricetomys gambianus* Wtrh. Nach HEYMONS (1911) ist er ein Epizoon, »welches für seinen Wirt so gut wie völlig gleichgültig bleibt«, obgleich er zugibt, daß es ihm nicht glückte, direkte Beobachtungen über die Nahrungsaufnahme anzustellen; nie gelang es ihm, diese lichtscheuen Insekten fressen zu sehen. Nach VOSSELER (1907) steht es dagegen »außer Zweifel, daß *Hemimerus* zum Zweck seiner Ernährung Haut und Haare seines Wirtes angreift. . . . Nicht bloß als harmloser Raumparasit sondern als echter Schmarotzer haust *Hemimerus* auf seinem Wirt, verläßt ihn nach seinem Tode, wahrscheinlich nicht nur aus Mangel der Körperwärme des Säugers, sondern weil er lebendes Gewebe zum Unterhalt bedarf«.

Als Ectoparasiten sind die Hemimeren der Sorge um ihren Lebensunterhalt enthoben. Sie brauchen auch nicht wie etwa die Schlupfwespen und solitären Bienen irgendwie das Leben ihrer Nachkommenschaft zu sichern. Sie sind vivipar, und die Jungen können für ihre Weiterentwicklung keinen günstigeren Platz finden als die Haut des Säugers. Futter und Schutz wird ihnen hier zur Genüge geboten, denn, wie VOSSELER konstatierte, sucht sich *Cricetomys* nie von seinen Schmarotzern zu befreien, so daß *Hemimerus* davon ein völlig ungestörtes Dasein profitiert. Da sich außerdem auf beschränktem Raume zahlreiche Individuen aufhalten, können die Geschlechter leicht zusammenkommen, zumal wo die Fühler, vor allem der Imagines, reich mit Sinnesgrübchen besetzt sind. So konnten die Augen verloren gehen, ohne daß daraus dem Tier irgendwelcher Schaden erwuchs.

B. Blattodea.

Geschichtliches.

Die erste ausführliche Darstellung des Facettenauges der Blattodeen stammt von GRENACHER (1877 und 1879), der den morphologischen Bau des Komplexauges der Küchenschabe, *Stylopyga* (*Periplaneta*) *orientalis* L. eingehend studierte. Nach seinen Untersuchungen besteht die Cornea »aus zwei deutlich voneinander getrennten Lagen; die innere, etwas dickere, ist durch ein von innen her nach außen eindringendes Netz von scharf auslaufenden Furchen sozusagen in ebensoviele Prismen gesondert, als Facetten vorhanden sind. Die äußere Facettenwölbung ist kaum merklich und bleibt weit hinter der inneren zurück. Der bauchig-eiförmige, vorn ziemlich eben abgeschnittene Kristallkegel — schon früher von TREVIRANUS beschrieben — steht in eigentümlicher Weise mit der Retinula und dem Rhabdom in Beziehung. Die Retinula nämlich weicht an ihrem vorderen Ende becherförmig auseinander, und daran partizipiert auch das Rhabdom, das sich in vier Stränge teilt. In die Höhlung senkt sich der hintere Teil des Kristallkegels ein, so daß er davon umfaßt wird, wie etwa eine Blumenkrone von den Kelchblättern. Weiter nach innen treten diese zusammen, um einen ziemlich drehrunden Stab zu bilden, der hinten scharf begrenzt und leicht abgerundet endigt. Die Querschnitte zeigen deutlich genug die Zusammensetzung aus nur vier Einzelstäbchen, denen wohl sicher ebensoviele Zellen zugehören. — Zu den Abbildungen bemerke ich noch, daß die Hauptpigmentzellen in dem zugrunde gelegten Präparate zu sehr zerstört waren, um wiedergegeben werden zu können, und daß mir die Kerne der Retinula nicht zu Gesicht gekommen sind.«

Die wenigen Bemerkungen über die Facettenaugen von *Stylopyga*, die sich bei Carrière (1885) finden, bringen nichts Neues und sind wohl dem Grenacherschen Werke entnommen.

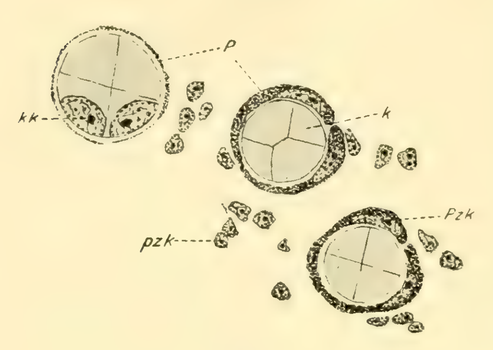
In neuerer Zeit hat Hesse die Augen der Küchenschabe einer gründlichen Nachprüfung unterworfen. Seine Resultate weichen in einzelnen Punkten von Grenacher ab. Während Grenacher an und für sich auch für *Stylopyga* Hauptpigmentzellen annimmt, nur nicht abbildet, da sie »in dem zugrunde gelegte Präparate zu sehr zerstört waren, um wiedergegeben werden zu können«, will Hesse (1901) keine Hauptpigmentzellen wohl aber Corneagenzellen gesehen haben. »Bei *Periplaneta* finde ich Andeutungen von Corneagenzellen: vor dem Kristallkegel zwei helle Bezirke mit darin gelegenen Resten von Kernen, welche sich stark färben; Hauptpigmentzellen konnte ich keine finden.« Über die Retinula vermag er uns besser zu unterrichten als Grenacher. »Die Retinula dieses Auges ist noch besonders interessant durch die Lage der Kerne. Es sind sieben Kerne von Sehzellen vorhanden, aber nur vier davon liegen am distalen Ende der Retinula, etwa in der Höhe des proximalen Endes des Kristallkegels, die drei übrigen Kerne finden wir in halber Höhe der Retinula. Dementsprechend lassen sich auch im distalen Abschnitt nur vier Sehzellen erkennen — bei der Deutlichkeit der Zellgrenzen ist es ausgeschlossen, daß ich hier irre; weiter proximal sieht man dann einige Zellkörper sich einschieben, und in der Höhe der drei proximalen Kerne, welche nicht selten auf dem gleichen Querschnitt getroffen sind, kann man an günstigen Schnitten die Grenzen von sieben Retinulazellen unterscheiden; an solchen Querschnitten erkennt man aber auch, daß hier die drei mit Kernen versehenen Zellen den Hauptanteil an der Bildung des Rhabdoms nehmen, während dieses distal nur von den drei Rhabdomeren der dort liegenden Zellen gebildet wird. Dementsprechend gibt Grenacher, dem die Kerne der Retinulazellen nicht erkennbar waren, an, daß das Rhabdom im distalen Teile deutlich die Zusammensetzung aus vier Einzelstäbchen zeigt, »denen wohl sicher ebensoviele Zellen zugehören«. während es proximal einen runden Querschnitt hat, an dem allerdings die vier Trennungslinien noch nachweisbar sein sollen«.

Eigene Untersuchungen.

Untersucht wurden: *Stylopyga* (*Periplaneta*) *orientalis* L.
Phyllodromia (*Blatta*) *germanica* L.
Ectobia lapponica L.

Stylopyga (*Periplaneta*) *orientalis* L.

Meine Befunde an *Stylopyga orientalis* L. stimmen in der Hauptsache mit denen HESSEs überein, nur in einigen Punkten kann ich seine Angaben nicht bestätigen.



Textfig. 8.
Querschnitt durch Facettenglieder von *Stylopyga orientalis* L. ♀ in der Höhe der Hauptpigmentzellkerne. Oc. 1. Ap.

Vor allem gelang es mir einwandfrei das Vorhandensein typischer Hauptpigmentzellen nachzuweisen. Auf Längsschnitten (Fig. 1 *P*) treten sie zwar nicht sehr deutlich hervor, da sie im Gegensatz etwa zu den Hauptpigmentzellen von *Forficula* nur schwach entwickelt sind und sich von den Nebenpigmentzellen daher nur wenig abheben. Besser sind sie an Querschnitten, die in der Höhe der Kristallkegel durch das Auge geführt sind, zu erkennen. Sie umgeben hier ringförmig den aus vier Teilstücken zusammengesetzten Kristallkegel (Textfig. 8).



Textfig. 9.
Stylopyga orientalis L. ♀. Querschnitt durch Ommatidien dicht unterhalb der Kristallkegel. Oc. 1. Ap.

Die Retinulaquerschnitte zeigen distal (s. Textfig. 9), wie es bereits GRENACHER feststellte, eine Zusammensetzung aus vier Zellen, in die sich der Kristallkegel einsenkt. Entsprechend der Vierzahl der Retinulazellen treten hier auch nur vier Kerne auf. In der Abbildung wird das Rhabdom vom Pigment dicht umhüllt. Da ich proximal öfters Rosetten mit ebenfalls vier Kernen wahrnehmen konnte oder dreikernige Querschnitte und basalwärts Querschnitte mit nur einem Kern, so glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich auch für *Stylopyga* die

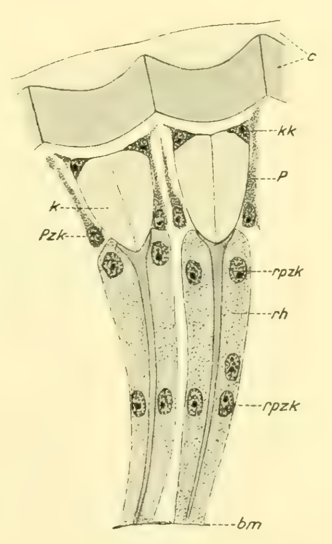
Zusammensetzung der Retinula aus acht Zellen annehme. Leider waren meine Präparate trotz längerer Entpigmentierung noch so stark pigmentiert, daß ich diese Behauptung nicht mit aller Bestimmtheit zu vertreten wage.

Die Retinulae, die sich proximalwärts verjüngen, sitzen im Augencentrum der Basalmembran nicht dicht auf, sondern sind von ihr abgehoben. In Taf. IV, Fig. 1, einem Längsschnitt durch ein Omma von *Stylopyga orientalis* L. ♀, habe ich dies Verhalten dargestellt. Das Abrücken der Ommatidien von der Membrana basilaris ist mir auch bei andern Orthopteren entgegengetreten, am auffälligsten bei *Troglophilus cavicola* Koll., *Diestrammena marmorata* de Haan und *Gryllotalpa gryllotalpa* L.

Phyllodromia (*Blatta*) *germanica* L.

Die Facettenaugen von *Phyllodromia germanica* L. sind in nahezu gleicher Weise wie bei *Stylopyga* entwickelt, so daß ich mich kurz fassen kann.

Ihrer starken Divergenz entsprechend sind die Ommatidien kurz und breit. Die Cornea (Textfig. 10*c*) ist ziemlich dick, außen fast eben, auf der Innenseite stärker gewölbt. Die mächtige Innenschicht wird in Übereinstimmung mit der Anzahl der Linsen durch scharfe Furchen zerschnitten. Der Kristallkegel setzt sich aus vier Teilstücken zusammen; seine Bildungszellkerne liegen seitlich auf der Kegelbasis. Hauptpigmentzellen konnte ich auch hier auf Längs- wie Querschnitten feststellen. Die Zahl der Nebenpigmentzellen ist gering; ihre Kerne sind schmäler als die der Pigmentzellen erster Ordnung.



Textfig. 10.

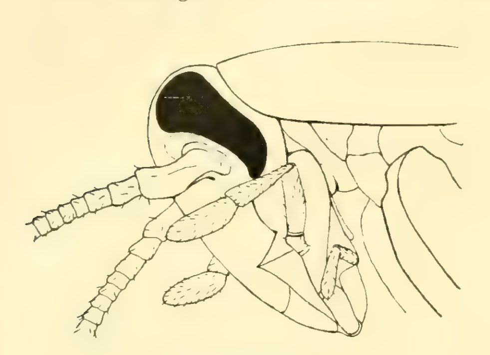
Zwei Ommatidien aus dem Auge von *Phyllodromia germanica* L. ♂ im Längsschnitt.

Die Spitze des Kristallkegels wird auch bei *Phyllodromia* von der Retinula und dem Rhabdom kelchförmig umfaßt, wenn sie sich auch nicht so weit distalwärts erstrecken wie bei *Stylopyga*. Zwischen Rhabdom und granuliertem Zellplasma hob sich oft eine hellere Schaltzone deutlich ab. Die Retinula wird vermutlich

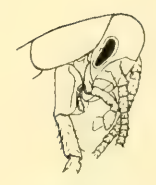
von acht Zellen gebildet, deren Kerne auf verschiedener Höhe liegen wie bei *Stylopyga*.

Da bisher Arbeiten über die postembryonale Entwicklung und das Wachstum der Komplexaugen der Orthopteren nicht erschienen sind — Heymons, »Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren« (1895) hat gerade diese Vorgänge nicht genauer verfolgt —, will ich im folgenden einen kurzen Vergleich der Facettenaugen einer eben geschlüpften Larve und einer Imago von *Phyllodromia germanica* L. geben.

In Textfig. 11 und 12 habe ich bei gleicher Vergrößerung ihre Köpfe zur Darstellung gebracht, um zu zeigen, daß bei hemimetabolen Insekten selbst die äußere Augenform bei Larve und Imago verschieden sein kann. — Die großen flachen Facettenaugen der Imagines haben eine merkwürdig unregelmäßige Form. Sie ziehen sich über die hinteren Ecken des Kopfes hinweg und sind gegen die Fühlergrube stark ausgebuchtet. Der Zwischenraum zwischen den beiden Augen ist gering. Diese Lage der Facettenaugen ist keine primäre, sondern durch die Kopfstellung der Blattiden hervorgerufen. Er wird unter das Pronotum zurückgeschlagen, so daß bei der Betrachtung von oben fast nichts vom Kopf zu sehen ist. »Die Stellung des Kopfes hat wahrscheinlich eine Verschiebung der Facettenaugen nach oben hervorgerufen. Die Augen müssen, um funktionsfähig zu werden, eine freie Lage am Kopfe besitzen. Wenn nun die Kopfspitze nach unten und hinten sekundär gerichtet wurde, wird also der Hinterkopf nach vorn gekehrt und der freieste Teil des Kopfes wird somit die Scheitelregion. Wir sehen auch, daß bei den Blattoiden die Facettenaugen sich bestreben, so weit gegen den hinteren medialen Teil des Kopfes zu kommen wie möglich« (Holmgren 1909). Die Abbildung des Larvenkopfes deutet daraufhin, daß während der postembryonalen Entwicklung gleichfalls eine Verlagerung der Facettenaugen stattfindet.

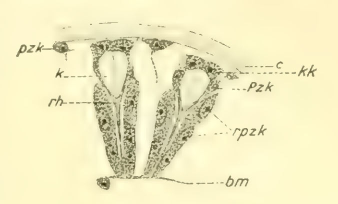


Textfig. 11.
Phyllodromia germanica L. ♀.

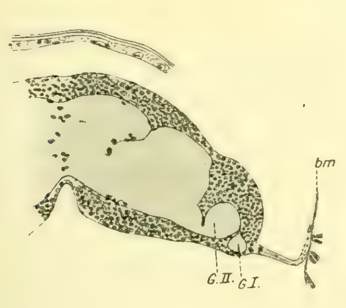


Textfig. 12.
Kopf einer eben geschlüpften Larve von *Phyllodromia germanica* L.

Textfig. 13 gibt zwei benachbarte Ommatidien einer Larve, die eben das Eipaket verlassen hat, und Textfig. 10 zwei Einzelommatidien eines geschlechtsreifen Männchens im Längsschnitt wieder; beide sind gleich stark vergrößert. Im Larvenauge stehen die Ommatidien in verhältnismäßig weiten Abständen voneinander entfernt. Die Zahl der von einem Längsschnitt getroffenen Augenkeile ist im Imagoauge bedeutend größer. Mit dem Körperwachstum geht also nicht nur eine Vergrößerung, sondern auch eine Vermehrung der Ommen einher. Die SEMPERschen Kerne im Facettenauge der Larve sind relativ größer als im Imagoauge. Sie liegen der Kegelbasis kappenförmig auf, während sie im Auge des fertigen Insekts fast aufgebraucht sind. Das Verhältnis von Kristallkegel und Retinula verschiebt sich während der Ontogenie.



Textfig. 13.
Zwei Ommatidien aus dem Auge einer eben ausgeschlüpften Larve von *Phyllodromia germanica* L. im Längsschnitt.



Textfig. 14.
Längsschnitt durch den Ganglienapparat einer eben geschlüpften Larve von *Phyllodromia germanica* L.



Textfig. 15.
Längsschnitt durch den Ganglienapparat von *Phyllodromia germanica* L. ♂.

In Textfig. 14 und 15 sind vergleichsweise Schnitte durch das Gehirn einer jungen und einer alten Schabe dargestellt. Die Unterschiede sind aus den Abbildungen (die Vergrößerung ist nicht die gleiche) ersichtlich und bedarf keines weiteren Kommentars.

Ectobia lapponica L.

Ectobia lapponica L. lebt nicht wie *Stylopyga* und *Phyllodromia* in Häusern, sondern wird im Freien gefunden. Ich selbst habe sie

in der Harth und im Naunhofer Forst auf Gebüsch, meist aber — Imagines und Larven — auf *Pteridium aquilinum* gefangen.

Während die Facettenaugen der beiden bisher betrachteten Blattiden tiefschwarz erscheinen, sind die Komplexaugen von *Ectobia* hellbraun. Die anatomische Untersuchung der Augen förderte nichts wesentlich Neues zutage. Sie sind genau so gestaltet, wie bei den vorhergehenden Arten, — ich sehe daher von einer gesonderten Beschreibung ab.

Erwähnt sei nur, daß wie bei *Stylopyga* und *Phyllodromia* zwischen den Facetten hier und da haarartige Sinnesorgane auftreten. Die Cornea ist an den Stellen, wo ihr die Haargebilde aufsitzen, von einem Kanal, dem sogenannten Porenkanal, durchsetzt. Dieser mündet distal in eine grubenförmige Einsenkung des Chitins. Im Grunde dieser Grube erhebt sich das Haar. Derartige Hautsinnesorgane finden sich über den ganzen Körper verstreut, und das Facettenauge als Teil der Hypodermis bleibt daher nicht frei davon.

C. Mantodea.

Geschichtliches.

Von den Facettenaugen der Fangheuschrecken ist allein das Auge der auch in Mitteleuropa heimischen Gottesanbeterin (*Mantis religiosa* L.) bisher morphologisch bearbeitet worden. Die ersten genaueren Mitteilungen stammen, soweit ich die Literatur übersehe, von Leydig (1855 und 1864). Müller (1829) schreibt nur, daß er bei *Mantis religiosa* die »durchsichtigen Kegel« beobachtet hat. Leydig will gesehen haben, daß der »Nervenstab«, d. h. das Rhabdom gleich nach seinem Ursprung aus dem Ganglion opticum eine bedeutende sechskantige Verdickung bildet und distal »einfach und unmittelbar zum ‚Kristallkegel' anschwillt.« Außer diesen kurzen Bemerkungen macht er nur noch auf die verschiedene Farbe des Pigments und seine Verteilung aufmerksam. — Ausführlichere Angaben über das Auge von *Mantis* finden sich in Pattens "Eyes of Molluscs and Arthropods" (1886, S. 646—650). Ganz abgesehen von den Behauptungen über das Vorhandensein von Corneagenzellen und über die Zahl der Retinulazellen widersprechen Pattens Befunde, die zum großen Teil auf der Annahme eines organischen Zusammenhangs von Kristallkegel und Rhabdom, sowie auf der falschen Vorstellung vom Kristallkegel als reizaufnehmenden Ommenteil basieren, derartig den Tatsachen, daß eine nochmalige Darstellung des Baues dieser Sehorgane nicht unangebracht erscheint. Erwähnt sei schließlich noch, daß nach Hesse

(1908) wie »in manchen Augen eine Anzahl von Facettengliedern eine bedeutende Verlängerung erfährt: es sind das stets diejenigen, deren Divergenz geringer ist. Im Auge der Gottesanbeterin (*Mantis religiosa*) liegen diese nach der Seite und nach unten, also nach den Richtungen, aus denen die dem Tier erreichbare Beute kommt.«

Eigene Untersuchungen.

Untersucht wurde eine ältere Nymphe von *Mantis religiosa* L.

Mantis religiosa L.

Die Mantiden besitzen in Anpassung an ihre räuberische Lebensweise, bei der sie vor allem auf den Gesichtssinn angewiesen sind, an ihrem äußerst beweglichen Kopf wie die Libellen, ebenfalls typische Raubinsekten, ganz kolossale, stark vorgequollene Facettenaugen. Die Augen setzen sich aus einer ungemein großen Zahl von Facettengliedern zusammen, die sich noch dazu durch auffällig lange Kristallkegel (Taf. IV, Fig. 2 *k*) auszeichnen. Die Sehschärfe ist daher sehr groß, denn »je größer die Anzahl der Facetten und je länger die Glaskörper, desto deutlicher wird das Sehen und desto weiter reicht das relativ deutliche Sehen« (FOREL 1910). Beides ist ihnen für die Erlangung ihrer Beute von Vorteil. »Die fertig ausgebildete *Mantis religiosa* fängt ihre Beute meist durch Lauern. Sie sitzt im Grase oder hat sich zwischen die Blätter eines Strauches geduckt, wo ihr grüner, flacher Leib äußerst schwer zu bemerken ist. Bewegungslos sitzt das Raubinsekt in diesem Versteck; der Kopf mit dem ersten langen Brustringel ist aufgerichtet, die Vorderbeine hocherhoben und die Schienen taschenmesserähnlich gegen die Schenkel eingeschlagen. Nur der Kopf dreht sich, alles ringsherum musternd, ja er vermag sich sogar ganz nach hinten zu drehen, so daß das Tier seinen eignen Rücken betrachten kann. Jetzt naht sich ein Insekt, es setzt sich in geeigneter Nähe nieder und ein Schlag mit einem langen Vorderbein genügt, um es in die Gewalt des Räubers zu bringen« (TÜMPEL 1901).

Nicht nur die ungewöhnliche Größe, auch der feinere Bau der Augen läßt darauf schließen, daß die Fangheuschrecken vom Raube andrer Insekten leben. Wie bei den Odonaten und andern räuberischen Arthropoden sind die Ommatidien der Mantodeenaugen nicht gleich lang, wenn es auch zur Ausbildung von Doppelaugen nicht kommt. Lateral und ventral erreichen sie ihre größte Länge, dorsal sind sie am kürzesten. An den Seiten und unten ist die Divergenz der Facettenglieder am geringsten; die Helligkeit der Bilder würde daher auf Kosten

der Detaillierung leiden, wenn dieser Nachteil nicht durch eine Verlängerung dieser Augenteile kompensiert würde. Dabei darf man jedoch nicht ganz außer acht lassen, daß sich — bei den saltatoren Orthopteren werde ich hierauf noch genauer einzugehen haben, — dorsal die Wachstumszone der Facettenaugen, die bei den hemimetabolen Insekten mit jeder Häutung an Facettenzahl und Größe der Einzelelemente zunehmen, befindet, demnach die dorsalen kurzen Ommen die jüngsten, die längeren ventralen die ältesten repräsentieren.

Die nur wenig divergierenden Facettenglieder liegen, wie schon gesagt, »nach den Richtungen, aus denen die dem Tier erreichbare Beute kommt«. Außerdem sind die Gottesanbeterinnen infolge der beweglichen Einlenkung des Kopfes am Thorax in der Lage, sich nicht nur einen weiten Umblick zu verschaffen, das Sehfeld zu vergrößern, sondern auch die Beutetiere zu fixieren, d. h. sie können »ihre Augen so richten, daß das Bild auf die Stelle geringster Divergenz der Augenkeile, d. h. die Stelle deutlichsten Sehens fällt« (Hesse 1910). Wir dagegen vermögen durch Bewegung des Augapfels allein, einen Gegenstand scharf ins Auge zu fassen, sein Bild auf den gelben Fleck, die Stelle des schärfsten Sehens fallen zu lassen. Daß *Mantis* in der Tat Gegenstände fixiert, davon habe ich mich an lebendem Material selbst überzeugen können.

Die eingehendere mikroskopische Untersuchung der Facettenaugen von *Mantis religiosa* L. offenbart in verschiedener Hinsicht von den Augen der übrigen Geradflügler abweichende Organisationsverhältnisse.

Taf. IV, Fig. 2, sind mehrere benachbarte Ommatidien aus dem Auge einer Larve von *Mantis religiosa* L. im Durchschnitt wiedergegeben, Textfig. 16 *a—g* stellt Querschnitte durch das Auge desselben Tieres in verschiedenen Höhen dar.

Die Cornea (Taf. IV, Fig. 2*c*), aus regelmäßig sechseckigen Facetten aufgebaut, läßt im Längsschnitt eine Zusammensetzung aus zwei differenten Schichten erkennen, von denen die untere in Übereinstimmung mit der Zahl der Facetten durch dunkler tingierte Striche in einzelne Abschnitte getrennt wird. Die äußere schmälere Lage ist homogen und färbt sich nur wenig, die etwa dreimal so starke intensiv gefärbte innere Zone löst sich bei stärkerer Vergrößerung in zahlreiche Lamellen auf. Die Wölbung der einzelnen Facetten ist nur außen merklich, innen sind sie völlig eben. — Hin und wieder treten zwischen den Facetten Sinneshaare auf, ganz ähnlich denen, wie ich sie bei den Blattiden beschrieben habe. Ihre Kerne liegen dorsal von den Kernen der Nebenpigmentzellen.

Unter der Linse, ihr dicht anliegend, finden sich die vier SEMPERschen Kerne (Taf. IV, Fig. 2 *kk*), die dem im Verhältnis zur Länge der Retinula recht ansehnlichen Kristallkegel kappenförmig auflagern. Der Kegel besteht deutlich aus vier Teilstücken. Das Mantidenauge ist demnach den euconen Augen zuzuzählen. Der Kristallkegel ist wie bei den Orthopteren zumeist sehr weich und daher stark geschrumpft. Die Zellgrenzen seiner Bildungszellen, die ihn allseitig umschließen, sind jedoch gut zu erkennen. Distal weist der Kristallkegel einen hexagonalen Querschnitt auf, proximalwärts wird er kreisrund. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Kristallkegeln waren in dem vorliegenden Präparat von einer durch die künstlichen Tinktionsmittel stark gefärbten homogenen Substanz ausgefüllt.

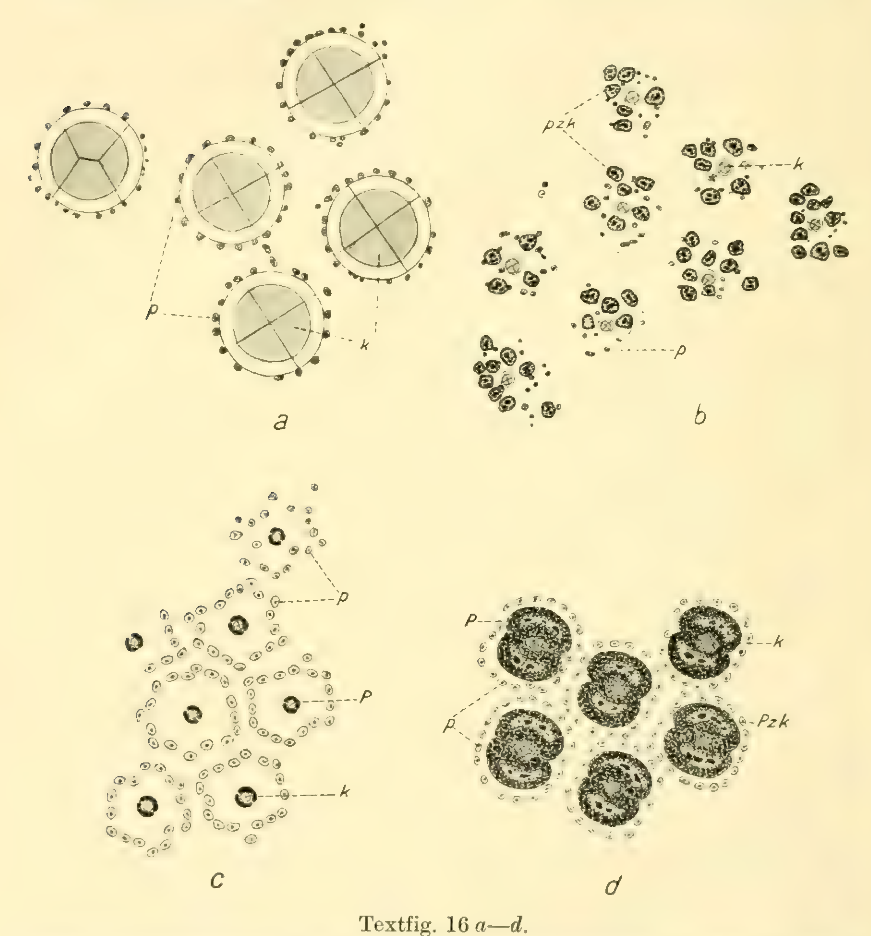
Die in Textfig. 16 mit *p* bezeichneten Gebilde sind die Querschnitte der langgestreckten Pigmentzellen zweiter Ordnung, die den Kristallkegel ringförmig umgeben und mit distaler Verbreiterung an der Innenseite der Cornea enden. Auch auf Längsansichten sind sie natürlich wahrzunehmen, nur habe ich in Taf. IV, Fig. 2, bloß ihre Kerne eingezeichnet, um die Übersichtlichkeit der Abbildung nicht zu beeinträchtigen.

Das Auge von *Mantis* unterscheidet sich insofern von denen der meisten von mir bearbeiteten Orthopteren, als bei ihnen jedem Ommatidium ein eigner Kranz von Nebenpigmentzellen zukommt. Die Behauptung HESSES (1901), daß die Nebenpigmentzellen indifferente Zellen sind, »welche zwischen den Ommen stehen, aber nicht etwa so, daß jedes Omma seinen eignen Kranz von Pigmentzellen hätte«, die bereits durch die Entdeckung KIRCHHOFFERS (1908) bei pentameren Coleopteren und BEDAUS (1911) bei Wasserwanzen sich nicht aufrecht erhalten läßt, verliert durch diesen Befund noch mehr an Berechtigung.

Textfig. 16 *b* zeigt einen Querschnitt durch die Ommatidien in der Höhe der Nebenpigmentzellkerne. Nur wenig basalwärts von ihnen beginnen die zwei reichpigmentierten Hauptpigmentzellen (Textfig. 16 *c P*), die die Spitze des Kristallkegels umfassen, bestimmter hervorzutreten. An der Stelle der stärksten Anschwellung (Fig. 2 *PzK* und Textfig. 16 *d PzK*) liegen ihre großen, etwas gebogenen Kerne. — Corneagenzellen, wie sie PATTEN (1886) gesehen haben will und auch abbildet, existieren nicht. Bei dem Vorhandensein typischer Hauptpigmentzellen war von vornherein zu erwarten, daß die Suche ergebnislos verlaufen würde, denn »wo Corneagenzellen auftreten, dort fehlen die Hauptpigmentzellen et vice versa« (HESSE 1908).

Ich vermute, daß PATTEN die distalen Verbreiterungen der Pigmentzellen, die die Farbe reichlich aufnehmen, für Corneagenzellkerne gehalten hat.

Die schlanken Retinulae (Taf. IV, Fig. 2 *re*), die sich proximalwärts nicht auffällig verjüngen, rücken, wie schon aus der Abbildung



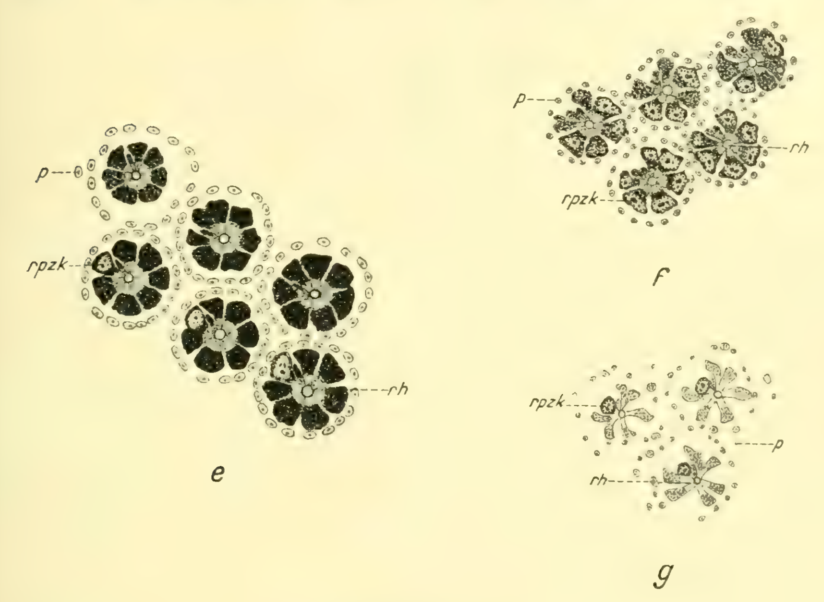
Textfig. 16 *a—d*.

Querschnitte durch den distalen Teil der Ommatidien von ***Mantis religiosa*** L. (Larve) in verschiedener Höhe. Oc. 1, Obj. 7.

zu ersehen ist, gegen die Augenmitte zu immer mehr von der Basalmembran ab. In der Augenpartie zwischen den unteren Enden der eigentlichen Ommatidien und der Membrana basilaris finden sich in bestimmter Streichrichtung hier und da Kerne. Sie liegen Tracheen an, die in ziemlich großer Menge in das Auge eindringen.

Die Sehzellen umgeben kreisförmig das Rhabdom, das sich kaum merklich an Stärke abnehmend durch den ganzen retinalen Ommenteil erstreckt. Um das Rhabdom ist zwar eine Schaltzone ausgebildet, eine Querstreifung, d. h. Stiftchensäume habe ich jedoch nicht zu erkennen vermocht, ebenso war eine Trennung in Rhabdomere nicht wahrzunehmen. Jedenfalls dürfte dies negative Resultat nur in der Feinheit der Elemente seinen Grund haben.

Die Retinula ist distal wie proximal deutlich achtteilig. Da die Sehzellen durch bis zum Rhabdom reichende Ein-



Textfig. 16 *e—g*.
Querschnitte durch den proximalen Teil der Ommatidien von *Mantis religiosa* L. (Larve) in verschiedener Höhe. Oc. 1, Obj. 7.

schnitte scharf voneinander isoliert werden, ist ein Irrtum ausgeschlossen. Die acht Sehzellen sind aber morphologisch nicht gleichwertig. — Es wird am einfachsten sein, den eigenartigen Bau der Retinula an der Hand von Querschnitten zu erläutern.

Textfig. 16 *e* zeigt einen Schnitt, der dicht unterhalb der Hauptpigmentzellen durch das obere Ende der Retinulae geführt wurde. Eine der acht Sehzellen, die Patten (1886) übersehen hat, ist rudimentär und zwar nimmt sie in den beiden Facettenaugen eine ganz bestimmte Lage ein. Einerseits ist sie auf den Querschnitten stets vom Kopfinnern ab und der Cornea zugewendet,

zweitens liegt sie konstant rechts oder links von der Retinulazelle, deren Kern am distalsten liegt und die weiter proximal erheblich an Größe abnimmt. Textfig. 16 *f* veranschaulicht dies Verhalten; die Kerne der übrigen sechs gleichgroßen Sehzellen werden, da sie nahe beieinander liegen, oft von einer Schnittebene getroffen. Textfig. 16 *g* endlich bringt den Kern der erstgenannten, wenig entwickelten Retinulazelle, der sich durch seine Lage dicht am Rhabdom auszeichnet. Daneben ist die zweite kleinere Sehzelle noch deutlich sichtbar.



Textfig. 17 *a* und *b*.
Querschnitte durch die distalen Enden anomaler Retinulä von *Mantis religiosa* L. (Larve.) Oc. 1, Obj. 7.

Ich habe zum Schluß noch auf einige Abweichungen einzugehen, die mir bei der Untersuchung dieser Augen aufgefallen sind. Textfig. 17 *a* stellt den Querschnitt einer ausnahmsweise aus acht gleichgroßen Zellen zusammengesetzten Retinula dar, doch nehmen auch hier die beiden eigentümlichen Retinulazellen durch die distale Lage ihrer Kerne eine gesonderte Stellung ein. In Textfig. 17 *b* dagegen habe ich eine nur fünfteilige Retinula abgebildet. Derartige Anomalien sind gar nicht so selten und dürften sich bei aufmerksamer Beobachtung wohl in den meisten Facettenaugen nachweisen lassen. Auch im Auge der Honigbiene z. B. bestehen nach PHILIPPS (1905) die Ommatidien aus acht und neun Retinulazellen. Hier ist die Teilung der Zellen noch weiter gegangen, dort unterblieben.

D. Phasmodea.

Geschichtliches.

Über den feineren Bau des Facettenauges der Gespenstheuschrecken ist bisher so gut wie nichts bekannt. Es liegt nur eine kurze Bemerkung von JOH. MÜLLER (1829) vor, nach dessen Beobachtungen bei *Phasma gigas* die »durchsichtigen Kristallkörper« vorhanden sind, »sie sind kurz, und ihre Seitenwände von einem hellfarbigen, undurchsichtigen Pigmente bekleidet, das nicht über die Kristallkörper reicht; zwischen den Fasern des Sehnerven liegt ein dunkles Pigment«.

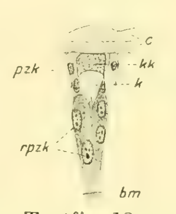
Eigene Untersuchungen.

Untersucht habe ich verschiedene Larven und geschlechtsreife Weibchen der indischen Stabheuschrecke, *Dixippus* (*Carausius*) *morosus* Br.

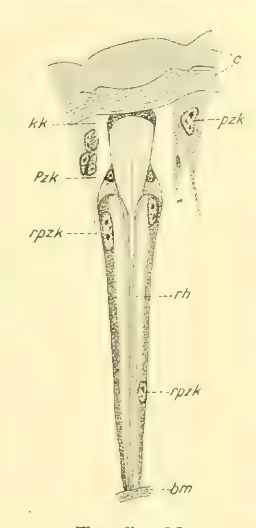
Dixippus (*Carausius*) *morosus* Br.

Fig. 3, Taf. IV, zeigt ein Totalbild eines nicht entpigmentierten Komplexauges von *Dixippus morosus* Br. ♀, in Textfig. 18 und 19 habe ich Einzelommatidien eines jungen und eines fertigen Tieres im Längsschnitt bei gleicher Vergrößerung zur Darstellung gebracht, Textfig. 20 *a*—*b* endlich veranschaulicht Querschnitte durch die Retinula einer Imago in verschiedener Höhe.

Dixippus besitzt ziemlich große, vorspringende, wohl ausgebildete Facettenaugen; Ocellen fehlen. Die Augen sind sehr stark pigmentiert, auch unterhalb der Basalmembran ist im Verlauf der Nervenstränge das Pigment reich entwickelt. Im Auge selbst sind vor allem die kurzen Hauptpigmentzellen in ihrem breiten proximalen Teil, der die Kerne enthält, mit einem braunschwarzen Pigment ausgestattet. Die Retinulazellen sind ebenfalls reichlich mit dunklem Pigment versehen. Es ist zumal um das Rhabdom angehäuft, so daß letzteres auf Querschnitten von einem dichten Pigmentring umgeben wird. Die Nebenpigmentzellen führen dagegen nur wenig Pigment.



Textfig. 18.
Dixippus morosus Br. Ommatidium einer ganz jungen Larve im Längsschnitt.



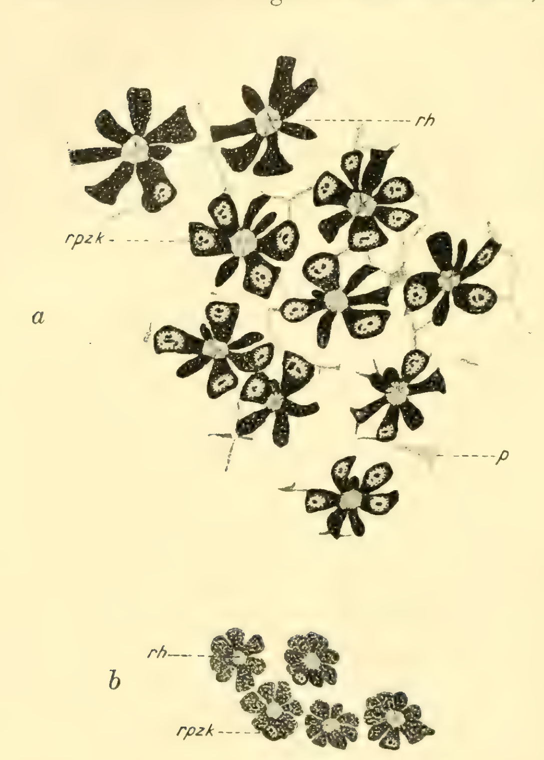
Textfig. 19.
Ommatidium aus dem Auge von *Dixippus morosus* Br. ♀ im Längsschnitt.

D o r s a l finden sich einige kleinere, unentwickelte Ommatidien; es ist dies die Wachstumszone des Facettenauges. Die Ommen nehmen wie bei *Mantis religiosa* L. ventralwärts ganz allmählich an Länge zu. Da *Dixippus*, wenn auch omnivor, nicht vom Raube andrer Insekten lebt, ist die verschiedene Länge der Augenkeile nicht als Anpassungserscheinung zu deuten, sondern findet ihre natürliche Erklärung im verschiedenen Alter der einzelnen Facettenglieder.

Das Einzelommatidium setzt sich wie gewöhnlich aus 14 Zellen zusammen. — Die biconvexe Cornea ist zweischichtig; während aber wenigstens bei den Orthopteren die innere Lage in der Regel bei weitem überwiegt, sind hier ausnahmsweise die helle homogene Außenschicht und die dunkle, dem Kristallkegel zugekehrte lamellöse Partie fast

gleich stark. — Fig. 19 ist einem mit Hämatoxylin-Heidenhain gefärbtem Präparat entnommen und daher die obere Schicht dunkler als die untere, während bei den übrigen meist mit Hämalaun behandelten Schnitten das Umgekehrte der Fall ist.

Zwischen Linse und Kristallkegel schieben sich die vier Semperschen Kerne ein. Im Verhältnis zum Imagoauge ist die Kristallzellhaube des Larvenauges bedeutend stärker, erst nach und nach geht demnach die Kappe in den eigentlichen chitinösen Kegel auf. Der deutlich vierteilige Kristallkegel erweist sich resistenter als sonst bei den Geradflüglern und ist daher nur wenig geschrumpft. Basalwärts wird er von der Hauptmasse der beiden Pigmentzellen erster Ordnung und ihren sichelförmig gekrümmten Kernen umfaßt. Zwar nicht so auffällig, aber doch ähnlich wie bei *Stylopyga* senkt sich die Kegelspitze zwischen die Retinulazellen ein. Die Sehzellen samt den zugehörigen Rhabdomeren weichen nämlich wie dort distal auseinander und umgreifen kelchförmig das innere Ende des Kristallkegels. — Das Facettenauge von *Dixippus* ist somit ein typisches Appositionsauge, wie ich es ohne Ausnahme für alle Orthopteren nachweisen konnte, und zwar ist es eucon. — Die Retinulazellen divergieren nur auf eine kurze Strecke, bald treten sie zusammen und umgeben auf Querschnitten rosettenförmig das nunmehr fast kreisrunde Rhabdom.



Textfig. 20 *a* und *b*.

Dixippus morosus L. ♀. Querschnitte durch die Ommatidien. *a*, in der Höhe des distalen Retinulaendes; *b*, oberhalb der Basalmembran. Oc. 1, hom. Imm. 1/12.

Die Zahl der Retinulazellen ist auch bei den Phasmatiden acht. Auf Schnitten durch den oberen Teil der Re-

tinulae (Textfig. 20*a*) kann man jedoch nur sieben seltener sechs zählen, weiter nach innen kommt aber noch eine achte resp. siebente hinzu (Fig. 20*b*), deren Kern tiefer liegt als die Kerne der übrigen Retinulazellen. Die Kerne liegen auf verschiedener Höhe, schon an den leichten Ausbuchtungen der Retinula läßt sich auf Längsansichten ihre Lage erkennen. Die Querschnitte durch das Rhabdom weisen zwar eine Segmentierung auf, doch ließ sich die genaue Zahl der Abschnitte nicht mit unbedingter Sicherheit feststellen, so daß ich nicht entscheiden konnte, ob sich die basale achte Sehzelle am Aufbau des Rhabdoms beteiligt.

Die Nebenpigmentzellen, etwa neun an Zahl, sind zum größten Teil mehreren Ommatidien mit dem gleichen Rechte zuzurechnen. Sie setzen sich mit einer Verbreiterung an die Hornhaut an, ihre Kerne treffen wir in der Höhe der Kristallzellkerne und der Kerne der Hauptpigmentzellen an.

Die beigegebenen Abbildungen illustrieren und ergänzen das Gesagte zur Genüge und machen weitere Worte überflüssig. Erwähnt sei nur noch, daß ich zuweilen den Eintritt von Tracheen in das Auge beobachten konnte.

E. Saltatoria.

1. Acridiidae.

Geschichtliches.

Die ersten Angaben über das Facettenauge der Feldheuschrecken finden sich bei Leydig (1855). Nach Leydigs Beobachtung hat *Acridium coerulescens* »unterhalb der dünnen Hornschicht zweierlei Pigment, zuerst ein weißgelbes, darauf das violette. Im frischen Zustande ist die Kristallkegelsubstanz äußerst weich und vergänglich, doch läßt sich bei gehöriger Vorsicht sehen, daß sie vierfach segmentiert ist, und jedes Segment noch einen rundlichen kernartigen Fleck besitzt«. Das Rhabdom, — der Nervenstab, wie er sagt, — soll vierkantig sein. Außerdem will er innerhalb der Scheide, von der er jeden Facettenkeil umgeben glaubt, deutlich gegen sechs quergestreifte Muskeln gesehen haben, die sich nach vorn in das angehäufte Pigment verlieren. Claparède (1860) weist nur daraufhin, daß Leydig die »fadenförmig verlängerten vorderen Pigmentzellen«, d. h. die Nebenpigmentzellen »bei *Acridium coerulescens* für quergestreifte contractile Elemente in Anspruch genommen hat«. Grenacher (1879) bemerkt nur, daß er das eucone Auge von *Acridium* untersucht hat, über die Zahl der die Retinula zusammensetzenden Zellen jedoch keinen Aufschluß zu geben

vermag. Exner (1891) erwähnt, daß das Auge von *Psophus stridulus* »durch eine scharfe Linie in zwei verschieden gefärbte Hälften zerfällt«, daher die Vermutung naheliegt, daß es sich hier um ein differenziertes oder sogenanntes Doppelauge handelt, wie etwa bei den Libellen, »bei denen sich die Verschiedenheit im Bau der beiden Augenanteile schon durch die Färbung verrät.« Etwas ausführlichere Mitteilungen endlich, die aber in der Hauptsache nur das Pigment berücksichtigen, stammen von Stefanowska (1892), und zwar bezieht sich der im folgenden zitierte Passus auf *Stenobothrus pratorum.* «Toute la surface des cônes est couverte de cellules pigmentaires d'un brun jaunatre et de deux ordres; les cellules principales se trouvent de deux côtés des cônes, elles vont depuis la base de ces derniers jusqu'à la cornée; les noyaux de ces cellules sont placés à la base des cônes et autour de ces noyaux s'est accumulé fortement le pigment noir, de telle sorte qu'aux points de réunion des cônes avec les rétinules on voit une raie transversale noire formée par ce pigment. Les cellules de second ordre se trouvent entre les cônes; elles se distinguent par les prolongements très longs qu'elles envoient aux rétinules et qui les couvrent complètement. Cependant la partie antérieure des rétinules est pigmentée plus fortement que le reste. Le pigment, dans ces prolongements cellulaires, est brun rougeâtre, composé de petites granulations; il se trouve aussi dans les espaces qui séparent les rétinules. On distingue bien le corps des cellules ainsi que leurs prolongements.»

Eigene Untersuchungen.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf

Gomphocerus antennatus Fieb. ♂,
Psophus stridulus L. ♂, ♀,
Caloptenus italicus L. ♂, ♀,
Pezotettix salmandra Fisch. ♀,
Pezotettix alpestris var. *collina* ♂,
Tettix bipunctatus L. ♀.

Da die Facettenaugen bei den von mir bearbeiteten Acridiern große Ähnlichkeit aufweisen, die vorhandenen Abweichungen nur belangloser Natur sind, genügt es, eines derselben eingehender zu beschreiben. Wenn ich als Beispiel gerade *Caloptenus italicus* L. wähle, so geschieht dies, weil sich die Schnittserien durch die Facettenaugen dieser Art für die mikroskopische Untersuchung besonders gut eigneten.

Bevor ich jedoch mit der genauen Darstellung der Augen von

Caloptenus beginne, möchte ich noch kurz auf die Schnarrheuschrecke, *Psophus stridulus* L., zu sprechen kommen, die nach Exners Vermutung differenzierte Augen besitzt, da diese wie die Doppelaugen bei manchen Libellen und Dipteren in zwei verschieden gefärbte Hälften zerfallen.

In der Tat ließ das Facettenauge von *Psophus* äußerlich eine deutlich voneinander getrennte dunkle obere und eine helle untere Partie erkennen. Der Deutung Exners stand ich indessen von vornherein sehr skeptisch gegenüber, da differenzierte Facettenaugen in der Regel nur bei räuberischen Formen auftreten, die Nahrung der Feldheuschrecken aber bekanntlich aus Pflanzenteilen besteht. Der Besitz dieser vermeintlichen Doppelaugen ist auch kein Sexualcharakter der Männchen wie bei einigen Ephemeriden und Dipteren, sondern diese Augenzeichnung kommt, wie ich konstatierte, beiden Geschlechtern zu; ist übrigens nicht auf die Oedipodidae Br. allein beschränkt, denn bei den Tryxalidae Br. speziell bei *Gomphocerus antennatus* Fieb. konnte ich dieselbe Beobachtung machen.

Schon die gleiche Größe der Facetten in den beiden verschiedenfarbigen Augenteilen sprach dagegen, daß bei der mikroskopischen Untersuchung eine morphologische und physiologische Differenzierung zu erwarten war, da bei Raubinsekten mit typischen Doppelaugen die differenten Augenteile meist einen Unterschied in der Facettengröße zeigen. Wie vorauszusehen, ergab die Untersuchung der Augen auf Schnitten einen völlig gleichförmigen Bau.

Die eigenartige Augenfärbung hat einen ganz andern Grund. Ober- und Unterseite von *Psophus stridulus* L. sind wie bei vielen mimetisch gefärbten Insekten verchiedenfarbig, erstere ist dunkel, letztere hell. »Die weiße Farbe der Unterseite reflektiert das Licht, wodurch die Schlagschatten durchleuchtet und abgeschwächt werden, was weiterhin zur Folge hat, daß das Individuum auf dem Untergrund sich weniger abhebt, schwieriger zu sehen ist« (Vosseler 1903). Die lichte Färbung der Unterseite geht nicht allmählich in die dunkle Färbung der Oberseite über, sondern beide werden durch eine ziemlich scharfe Linie getrennt, die über das Auge, das also auch in dieser Beziehung gegenüber der Körperhypodermis keine Sonderstellung einnimmt, hinwegzieht und so differenzierte Augen vortäuscht.

Caloptenus italicus L.

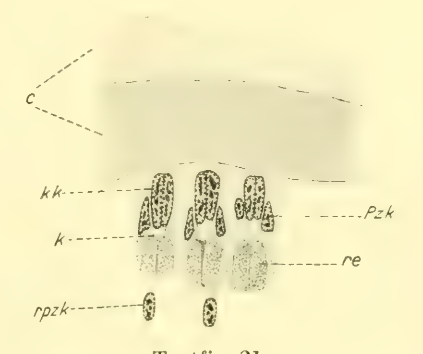
Wiewohl die Acridier Pflanzenfresser sind und ganz im Gegensatz zu den nahverwandten Locustiden animalische Kost verschmähen, be-

stehen die Komplexaugen von *Caloptenus* sowie der übrigen von mir untersuchten Arten aus auffällig viel Facettenkeilen. Die reiche Ommenzahl erklärt sich jedoch dadurch, daß einerseits, wie ich später noch begründen werde, die Feldheuschrecken ihrer sympathischen Schutzfärbung wegen gutsehender Augen bedürfen. Anderseits verlangt aber auch ihre eigenartige Bewegungsweise, ihr Sprungvermögen, dessen sie sich bei der Flucht vor drohender Gefahr bedienen, eine große Facettenzahl. Alle springenden Insekten sind im Besitz großer, vorspringender Facettenaugen, denn für sie ist es genau wie für die fliegenden Formen von großer Wichtigkeit, auch auf weitere Entfernung noch deutlich sehen zu können, soll der Sprung nicht ins Ungewisse erfolgen; und, wie leicht einzusehen, wird die Kurzsichtigkeit der Arthropoden um so geringer sein, je größer die Zahl der Facetten und je stärker die Wölbung der Augen ist. »Jene Insekten, die große convexe Augen mit vielen Facetten besitzen, sehen offenbar nicht nur sehr deutlich, sondern auch in viel größere Entfernung als solche mit kleinen flachen Augen« (Forel 1910). Forel meint sogar, daß die Insekten imstande sind, Entfernungen abzumessen. »Beobachtung hat uns gelehrt, daß verschiedene Insekten, selbst wenn sie kurze Zeit ruhig sitzen, die Entfernung bewegungsloser Gegenstände abzuschätzen vermögen. Dies läßt sich am deutlichsten bemerken an der Präzision, mit der sich eine männliche Fliege aus dem Ruhezustand heraus auf eine weibliche stürzt, oder an den »Flugsprüngen« gewisser Insekten wie *Cicindela*, *Buprestis* usw. Solche Bewegungen sind das Werk eines Augenblicks. Wenn jedoch das Insekt nicht im Moment des Losschnellens die Entfernung genau abgemessen hätte, so würde es sein Ziel unbedingt verfehlen.« Daß dies bis zu einem gewissen Grade auch für die saltatoren Orthopteren gilt, läßt sich u. a. aus einer Beobachtung schließen, die Tümpel (1901) mitteilt: »Bei der nicht zirpenden oder wenigstens für unsre Ohren stummen Art *Pezotettix pedestris* findet eine andre Art des Aufsuchens der Weibchen statt. Das Männchen lauert auf vorüberlaufende Weibchen und springt aus einiger Entfernung auf seinen Rücken.«

Bei der großen Zahl der Ommatidien ist ihre Divergenz nur sehr gering und so mußten die einzelnen Facettenglieder (Taf. IV, Fig. 4) sehr lang werden, um noch genügend Licht einlassen zu können. Die Ommen sind nach dem gewöhnlichen Schema der euconen Augenkeile gebaut. Gegen den Scheitel werden sie klein und unansehnlich, verlieren immer mehr den Ommencharakter und machen allmählich langgestreckten Hypodermiszellen Platz. Auf diese wiederum folgen

Hypodermiszellen von üblichem Aussehen, die bei den Heuschrecken reichlich mit Pigment versehen sind.

Die Cornea (Taf. IV, Fig. 4c), ein wenig dünner als der übrige Chitinpanzer, ist immerhin noch mächtig zu nennen. Über der Wachstumszone am Augenhinterrand (Textfig. 21) läßt sie die Facettierung vermissen. Dem Bau der Cuticula entsprechend ist die Hornhaut ebenfalls zweischichtig. Die Epidermis ist sehr dünn, stark lichtbrechend und homogen, die Dermis dagegen ist sehr stark und setzt sich aus zahlreichen Lamellen zusammen. Die einzelnen Linsen sind bedeutend dicker als breit. Außen wie innen ist die Linsenwölbung minimal. — Zwischen je drei Facetten finden sich, wenn auch selten, Haargebilde, die ganz ähnlich auch bei *Tettix bipunctatus* L. auftreten. Die Kerne der Haarzellen, etwa drei an Zahl, liegen wie die Kerne der Nebenpigmentzellen zwischen den Ommatidien, besitzen aber nicht deren langgestreckte Form und liegen außerdem dicht unter der Cornea distal von den Nebenpigmentzellkernen.



Textfig. 21.
Längsschnitt durch den distalen Teil dreier Facettenglieder der Wachstumszone von *Caloptenus italicus* L. ♂. Oc. 1, Obj. 5.

Direkt unter der Cornealinse treffen wir auf die Semperschen Kerne (Taf. IV, Fig. 4 *kk*), die eine ziemlich starke Haube über dem Kristallkegel bilden. Bei *Caloptenus* haben sie nicht wie sonst eine kernartige Beschaffenheit, sondern erscheinen homogen und chitinös, färben sich aber mit Hämalaun dunkler als die eigentlichen Kristallkegel und heben sich dadurch deutlich von diesen ab. Die Kegel selbst sind sehr lang, schlank, distal abgerundet und proximal zugespitzt. Im frischen Zustand sind sie weich und deshalb bei der Konservierung geschrumpft. Die Zahl der Semperschen Kerne und der Kegelsegmente beträgt vier; eine Ausnahme macht *Psophus stridulus* L., wo neben vierteiligen häufig fünfteilige Kappen und Kegel vorkommen.

Bei der genauen mikroskopischen Untersuchung der dorsalen Augenpartie, d. h. der Wachstumszone, stellte es sich heraus, daß die Ommatidien hier durchaus nicht als eucon zu bezeichnen sind, da echte Kristallkegel fehlen, vielmehr sich an dieser Stelle »Kernkegel« (Textfig. 21 *kk*) finden. An ihrem proximalen Ende und zwar ventral-

wärts immer deutlicher läßt sich aber bereits der Beginn der Kristallkegelbildung erkennen.

Vom Kristallkegel werden seitlich eintretende Lichtstrahlen außer von zahlreichen Nebenpigmentzellen, die sich von der Cornea bis zur Basalmembran erstrecken, und deren längliche Kerne sich um die Mitte des Kegels gruppieren, von zwei großen Hauptpigmentzellen abgehalten. Ihre Kerne, sowie die Hauptmasse des Plasmas und des Pigments liegen dem oberen Retinulaende auf, distalwärts sich verschmälernd ziehen sie als dünner Wandbelag am Kegel bis zur Cornea herauf. Da ihre Kerne (Taf. IV, Fig. 4 *PzK*) im Gegensatz zu den Kernen der Nebenpigment- und Retinulazellen eine horizontale Lage einnehmen, haben sie auf Längsschnitten eine rundliche Form. In der Wachstumszone sind sie (Textfig. 21 *PzK*), wenn überhaupt schon deutlich zu unterscheiden, noch vertical gestellt. Die Hauptpigmentzellkerne sind bei den Acridiern, was nicht häufig zu beobachten ist, nicht sichelförmig gekrümmt und liegen oft in erheblichem Abstand vom Kegel. — Während das Pigment der Nebenpigmentzellen einen gelblichen Ton besitzt, ist die Farbe des Hauptpigments eine mehr rötliche.

Die Retinulae, sehr lang und in ihrem ganzen Verlauf fast gleich dick, werden von vorn bis hinten von dem gleichmäßigen Rhabdom (Taf. IV, Fig. 4 *rh*) durchsetzt, an dem irgendwelche Struktur nicht zu erkennen ist, wohl aber eine Schaltzone, die das kreisrunde Rhabdom ringförmig umgibt. Nur bei *Tettix bipunctatus* L. konnte ich eine Auflösung des Rhabdoms in Rhabdomere wahrnehmen, die genaue Segmentzahl ließ sich jedoch bei der Feinheit der Elemente nicht feststellen. Das Rhabdom schließt, wie in allen Appositionsaugen, eng an den Kristallkegel an, nur schwer läßt sich entscheiden, daß es nicht kontinuierlich in den Kristallkegel übergeht.

Die Retinulazellen führen das gleiche gelbliche Pigment wie die Nebenpigmentzellen, welches, nebenbei bemerkt, auch in den Hypodermiszellen vorhanden ist. Das Pigment umhüllt namentlich das Rhabdom, im peripheren Plasma treten nur vereinzelte Körnchen auf. Auch unter der Basalmembran der Facettenaugen, der Fortsetzung der Basalmembran der Körperhypodermis, sind die Nervenstränge mit Pigment bedeckt.

Was die Zahl der Retinulazellen anbetrifft, so kann ich hierüber leider keinen befriedigenden Aufschluß geben, da sich bei den Acridiern nur im distalen Retinulaabschnitt Zellgrenzen entdecken lassen, proximal aber nicht mehr deutlich nachzuweisen sind. Erschwert wird die Orientierung außerdem dadurch, daß nicht alle Sehzellen von

der Spitze des Kristallkegels bis zur Membrana basilaris reichen, und das Rhabdom eine Segmentierung vermissen läßt. Um das distale Ende des Rhabdoms von *Caloptenus* gruppieren sich sechs Zellen (Textfig. 22), von denen jedoch eine bald verschwindet, denn auf tieferen Schnitten kann ich meist nur noch fünf Zellen zählen. Wahrscheinlich schieben sich basalwärts, wenigstens nach der Lage der Retinulakerne auf Längsschnitten zu urteilen, noch zwei Sehzellen ein, so daß wohl auch bei den Acridiern wie bei den anderen Orthopteren acht Zellen je eine Retinula zusammensetzen. Mindestens dürften es deren sieben sein, denn bei einigen Feldheuschrecken, z. B. *Tettix bipunctatus* L., habe ich dicht über der Basalmembran u. a. siebenstrahlige Rosetten gefunden.



Textfig. 22.
Querschnitt durch den distalen Teil der Retinula von *Caloptenus italicus* L. ♂. Oc. 1, Ap.

Bemerkenswert ist die Anordnung der Retinulazellkerne. Es lassen sich, wie aus Taf. IV, Fig. 4, zu ersehen ist, drei Regionen unterscheiden, deren Kerne in Größe, Form und Chromatingehalt merklich verschieden sind. In der Hauptsache sind die Kerne im mittleren Teil der Retina gelegen.

2. Locustidae.

Geschichtliches.

Die Facettenaugen der Laubheuschrecken haben bis jetzt nur wenig Beachtung gefunden, die vorliegenden Mitteilungen in der Literatur beschränken sich im wesentlichen auf Angaben allgemeiner Art.

Joh. Müller (1829) begnügt sich damit, auf das Vorkommen von Kristallkegeln, von »kegelförmigen Kristallkörpern«, wie er sie nennt, im zusammengesetzten Auge der grünen Heuschrecke, *Locusta viridissima* und einer ausländischen Art, *Locusta myrtifolia*?, hinzuweisen. Nach seinen Beobachtungen sind bei ersterer die Kegel vorn »abgerundet, hinten laufen sie sehr spitz zu«, bei der letztgenannten sind sie »kurz und enden unten gegen die Fasern des Sehnerven stumpf«. Seine Bemerkungen über das Pigment kann ich wie die Leydigs (1855) übergehen, will nur erwähnen, daß nach Leydigs Beobachtung an *Schizodactyla monstrosa* Nervenstab und Kristallkegel eine morphologische Einheit bilden. Claparède (1860) stellte das Vorkommen

von vier SEMPERschen Kernen an der unteren Fläche jeder Facette bei *Locusta* sp. fest. GRENACHER (1879) hat zwar verschiedene Orthopteren, darunter auch *Locusta* einer Untersuchung unterzogen, doch geht er auf die genauen Verhältnisse bei letzterer nicht näher ein. Er bemerkt nur ganz allgemein, daß die Orthopteren zu den Insekten gehören, bei denen »die Stäbchensäume sämtlicher Zellen der Retinula zu einem axialen, anscheinend einfachen Strang (dem Rhabdom) verschmelzen«, und wo die Sehzellen »auf Querschnitten rosettenartig um den axialen Strang angeordnet sind«. Ausdrücklich fügt er hinzu, daß es ihm bei *Locusta* wie bei den Acridiern nicht gelungen ist, über die Zahl der Elemente Aufschluß zu erhalten. — CARRIÈRE (1885) konstatiert, daß die Facetten der Cornea bei *Locusta* »ganz unbestimmt und wechselnd in bezug auf Größe und Gestalt« sind. — Nach EXNER (1891) endlich hat *Locusta viridissima* ein ausgesprochenes Tagauge, recht ähnlich dem der Hornisse (dicke Cornea, kleine Kristallkegel . . .). »Nur sind die Kegel bis gegen die Spitze hin in ein grüngelbes Pigment, also wieder eine Art Iristapetum gehüllt, welches das Licht stark reflektiert. Die Spitze der Kegel, sowie der ganze Sehstab und die Schichte der Opticusfasern des Ganglions sind reichlich mit Pigment versehen.«

Da seitdem weitere Mitteilungen nicht erschienen sind, die bisherigen spärlichen Angaben sich überall verstreut finden und noch dazu fast ausschließlich auf *Locusta viridissima* Bezug nehmen, halte ich eine erneute zusammenfassende Beschreibung auf Grund eines auf weitere Arten ausgedehnten Studiums nicht für unangezeigt.

Eigene Untersuchungen.

Untersucht wurden:

Phaneroptera quadripunctata Br. ♂,
Locusta viridissima L. Larven,
Decticus verrucivorus L. ♀,
Pholidoptera cinerea L. (*Thamnotrizon cinereus* L.) ♂,
Thamnotrizon chabrieri Charp. ♀,
Troglophilus cavicola Koll. ♂ und weibliche Larve,
Diestrammena marmorata de Haan ♂ und Larve.

Der Kopf ist bei den Locustiden wie bei den Feldheuschrecken ebenfalls senkrecht gestellt, weshalb man sie auch »Heupferde« genannt hat. Außer den beiden langen und außerordentlich biegsamen Antennen sitzen am Kopf zwei große, vorstehende, wohlentwickelte Facettenaugen. Ocellen treten, wenn auch häufig rückgebildet, nach den Unter-

suchungen LINKS (1909) immer in der Dreizahl auf. Die Facettenaugen »stehen zu beiden Seiten des Kopfes und zwar möglichst weit nach vorn, wodurch das Tier nach vorn und nach den Seiten sehen kann« (TÜMPEL 1901).

Auch bei den Laubheuschrecken ist die Facettenzahl der Larvenaugen nicht die definitive, sondern nimmt von Häutung zu Häutung zu. Wir sehen daher auch bei ihnen dorsal eine Wachstumszone, die sich schon äußerlich durch ihre abweichende Färbung mehr oder minder scharf von der fertigen Augenpartie abhebt. Es erinnern diese Verhältnisse bei den Orthopteren ganz an die bei Krebsen, wo zuerst von CLAUS bei *Branchipus* und *Nebalia* und dann von PARKER bei *Astacus fluviatilis* L. die Vermehrung der Ommatidien des Komplexauges von einer dorsal gelegenen Wachstumszone aus entdeckt wurde. Ihre Beobachtungen wurden von HERBST (1899) ergänzt, der bei *Palaemon* in der Mitte der Dorsalseite des Auges »neben dem eigentlichen Auge gleichsam ein kleines Nebenauge vorfand, das sich besonders durch seine schwärzere Färbung von dem übrigen Auge unterscheidet und aus nicht typisch ausgebildeten Ommatidien besteht. In diesem kleinen schwarzen Fleck oder richtiger in den Hypodermiszellen, welche denselben umgeben, erblicke ich die Knospungszone, von der normalerweise — wenn auch vielleicht nicht ausschließlich — die Bildung neuer Elemente des zusammengesetzten Auges ausgeht.« Bei den Insekten war bisher etwas derartiges nicht bekannt und auch bei den Crustaceen werden noch in neuester Zeit die randständigen unfertigen Ommata oft als verkümmerte Facettenglieder angesehen. Die von mir bei einer ganzen Reihe von hemimetabolen Insekten beobachtete Wachstumszone ist noch insofern interessant, als es meine Ansicht beweist, daß die frappante Ähnlichkeit zwischen den Facettenaugen der Crustaceen und Insekten doch wohl nicht durch Konvergenz der Ausbildung entstanden ist, wie es von verschiedenen Autoren behauptet wird, eine Anschauung, der ich mich auf Grund meiner Studien durchaus nicht anschließen kann.

Die Facettenaugen der Laubheuschrecken, wenigstens soweit ich sie bearbeitet habe, zeigen in allen wesentlichen Punkten fast durchweg die gleiche Entwicklung. Da ich Vertreter der verschiedensten Familien herangezogen habe, glaube ich kaum, daß bei einer vollständigeren Untersuchung etwas Neues herausspringen wird. Es verlohnt sich daher nicht, die Augen der einzelnen Arten nacheinander ausführlich zu beschreiben, sondern ich werde ein typisches Beispiel herausgreifen und nur noch speziell auf die Augen der Larven, sowie die der

Höhlenlocustiden, eingehen, da letztere in Anpassung an ihr Leben im Dämmerlicht etwas abweichende Bauverhältnisse aufweisen.

Locusta viridissima L.

Die Larven der Laubheuschrecken »führen auf den Spitzen der höchsten Grashalme, namentlich an den Rändern kleiner Bäche, ein für Raupen, Fliegen und dergleichen Insekten gefährliches Räuberleben«. (Tümpel 1901). Läßt sich irgendein Insekt in geeigneter Nähe nieder, so wird es nach sorgfältigem Betasten mit den vielgliedrigen, höchst beweglichen Fühlern durch einen kurzen, eigentümlichen Sprung erhascht; mit wunderbarer Gewandtheit Schmetterlinge z. B. stets derart, daß, wie Tümpel angibt, ihr Kopf vor den Kopf der Larve zu liegen kommt. Daß sie hierzu guter Sehorgane bedürfen, ist klar, und ihre Facettenaugen setzen sich dementsprechend aus einer beträchtlichen Anzahl funktionsfähiger Ommatidien zusammen. Dies allein würde eine gesonderte Beschreibung der Larvenaugen nicht rechtfertigen, im Vergleich mit den Augen ausgebildeter Tiere zeigen jedoch die einzelnen Facettenglieder außer Abweichungen untergeordneter Art einige andre Bauverhältnisse, die in verschiedener Hinsicht besonderes Interesse beanspruchen, so daß ein kurzer Hinweis auf diese Befunde nicht unangebracht erscheint. Vor allem beweisen sie aufs deutlichste, daß man die Larvenaugen der hemimetabolen Insekten durchaus nicht in jeder Beziehung den Imagoaugen gleichsetzen kann.

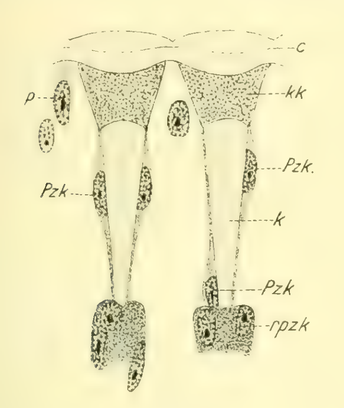
Textfig. 23 ist dem Auge einer eben geschlüpften, Textfig. 24 dem Auge einer etwas älteren Larve entnommen.

Die Hornhaut ist wenig entwickelt, dünner als die angrenzende Cuticula. In Textfig. 24, die einem frischgehäuteten Tier entstammt, läßt sie die gewöhnliche Zusammensetzung aus den beiden in Färbung und Struktur differenten Schichten vermissen. Die Facetten sind nach außen nur wenig, nach innen etwas deutlicher gekrümmt.

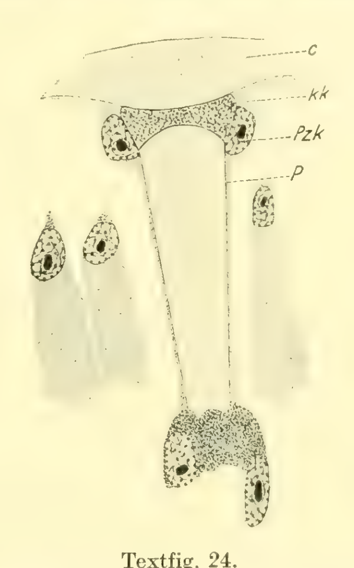
Unter der Cornea stößt man auf die Semperschen Kerne (Textfig. 23 *kk* und 24 *kk*), die die Kegelbasis überdecken und von überraschender Mächtigkeit sind. Vergleicht man die mit derselben Vergrößerung entworfenen Medianschnitte durch das Auge der beiden verschiedenen Larvenstadien, so fällt sofort auf, daß bei jugendlichen Larven die Kappe bedeutend höher ist als in späteren Stadien. Bei älteren Larven ist die Umwandlung der chromatinreichen Substanz in den eigentlichen Kristallkegel sichtlich weiter vorgeschritten. Im Omma des Imagoauges ist sie häufig fast ganz in den Kegel aufgegangen. Man findet der Kegelbasis seitlich anliegend nur noch Reste

davon, und die Grundfläche des Kegels ist höchstens noch mit einem schwachen Überzug der sich mit Hämalaun intensiv färbenden Kernmasse versehen. Daß aus dem gleichen Grunde diese sich mit Hämalaun intensiv blau färbende, chromatinreiche Plasmaschicht der embryonalen Ommen der Knospungszone bedeutend größer ist als die der fertigen Augenkeile, bedarf nach vorstehendem keiner weiteren Erklärung.

Die schmalen Kegel sind oben leicht abgerundet, proximalwärts laufen sie sehr spitz zu und dringen zwischen die Retinulazellen ein. Zwar waren sie etwas geschrumpft, ließen aber trotzdem eine vierfache Segmentierung erkennen. Im Unterschied von den Kegeln im Imagoauge sind sie im Verhältnis zum ganzen Ommatidium relativ bedeutend länger; sie beanspruchen fast die Hälfte der gesamten Ommenlänge.



Textfig. 23.
Längsschnitt durch den distalen Teil zweier Ommatidien von *Locusta viridissima* L. (Larve.)



Textfig. 24.
Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums einer frisch gehäuteten Locustidenlarve.

Die Ommata der Larven stehen ziemlich weit auseinander, — ich erinnere an das ganz ähnliche Verhalten der Ommen im Komplexauge der Blattidenlarven —, und rücken mit der Zeit immer dichter zusammen. Die Zwischenräume werden von den Nebenpigmentzellen ausgefüllt, deren Kerne, wie mir schien, im Auge jüngerer Larven näher an der Cornea liegen als bei älteren, wo sie von der Cornea abgerückt sind. Es ist unschwer einzusehen, daß hier wie in andern Fällen, wo die Ommen weiter voneinander entfernt sind und die biconvexen Facetten durch plane Cuticulapartien getrennt werden, die Nebenpigmentzellen sich an der Bildung der Cornea beteiligen müssen. Daß

dies, meiner Ansicht nach, sogar ihre Hauptfunktion ist und nicht etwa die optische Isolierung der einzelnen Facettenkeile gegeneinander, habe ich bereits an andrer Stelle näher begründet.

Die gedrungenen Retinulae zeigen noch kein so festes Gefüge wie im Imagoauge. Das Rhabdom ist nur schwach entwickelt, Trennungslinien von Rhabdomsegmenten konnte ich nicht wahrnehmen. Die Kerne der Sehzellen finden sich auf verschiedener Höhe im distalen Abschnitt der Retinula. Querschnitte durch diese Region ergaben Rosetten mit drei bis sechs Kernen. Die Lage der Kerne kann man schon äußerlich an den leichten Vorsprüngen der Retinula erkennen. Die Zellgrenzen waren sehr undeutlich, ihre genaue Zahl ließ sich deshalb nicht feststellen.

Auch bei den Larven kann man den Eintritt von Tracheen ins Auge verfolgen.

Absichtlich habe ich bis jetzt die Hauptpigmentzellen völlig unberücksichtigt gelassen, da ich auf ihr Verhalten sowie das ihrer Kerne die Aufmerksamkeit ganz besonders lenken möchte.

Im Imagoauge der Saltatoren wie überhaupt fast aller Insekten liegen die Kerne der Hauptpigmentzellen der Kristallkegelspitze dicht an. Die Zellen selbst sitzen dem oberen Abschnitt der Retinula auf (Textfig. 25, Taf. IV, Fig. 4 u. a.) und hier in ihrem proximalen, meist abgerundeten, verbreiterten Ende haben wir nicht nur die Kerne, sondern auch die Hauptmasse des Plasmas und des Pigments vor uns. Distal laufen sie spitz zu; bei einiger Aufmerksamkeit läßt sich jedoch, was ich betone, in allen Fällen nachweisen, daß sie bis zur Cornea emporreichen und hier meist mit einer kleinen Verbreiterung enden.

Das ist im Larvenauge durchaus nicht der Fall. I n m a n c h e n O m m e n (Textfig. 24 *PzK*) f i n d e n w i r d i e b e i d e n K e r n e d e r H a u p t p i g m e n t z e l l e n b i s w e i l e n n o c h d i c h t u n t e r d e r C o r n e a s e i t l i c h v o n d e n SEMPERschen K e r n e n, so daß Kristallzellkerne und Hauptpigmentzellkerne eines Ommatidiums vom selben Querschnitt getroffen werden. Die Hauptmasse der Pigmentzellen erster Ordnung liegt im Gegensatz zum Imagoauge distal, und die Zellen ziehen sich als dünner Belag an den Seiten des Kristallkegels herab. Auf tiefer geführten Querschnitten wird der Kegel daher nur von einem schmalen Pigmentring umgeben. In andern Ommen wieder haben sich die beiden Hauptpigmentzellkerne schon weiter proximalwärts verschoben und werden etwa in der Mitte des Kegels angetroffen. In ein und demselben Facettenauge, ja selbst in ein und demselben Omma können sie eine ganz verschiedene Lage einnehmen, wovon Textfig. 23 ein

schwaches Abbild gibt. Kurzum, die Kerne der Hauptpigmentzellen wandern während der Entwicklung der Larve zur Imago mehr und mehr am Kristallkegel abwärts, bis sie ihre definitive Lage am proximalen Kegelende erreicht haben.

Es kann kaum einen schöneren und überzeugenderen Beweis für die Identität von Corneagenzellen und Hauptpigmentzellen geben als diese allmähliche proximale Verlagerung der Hauptpigmentzellen und ihrer Kerne.

Während die Facettenaugen von Krebsen und Insekten in ihrem sonstigen Bau vollkommen übereinstimmten, glaubte man lange Zeit insofern einen fundamentalen Unterschied annehmen zu müssen, als sich bei ersteren, um von den wenigen Ausnahmen abzusehen, zwischen Cornea und Kristallzellen zwei »Corneagenzellen« einschalten, die sich im Insektenauge in der Regel nicht finden, dafür aber hier seitlich am Kristallkegel zwei »Hauptpigmentzellen« auftreten. Diese scheinbare Kluft wurde — wenigstens in rein morphologischer Hinsicht durch verschiedene Entdeckungen HESSEs (1901) überbrückt, so daß wir seitdem »die Hauptpigmentzellen der Insekten mit den Corneagenzellen der Crustaceen homologisieren« dürfen.

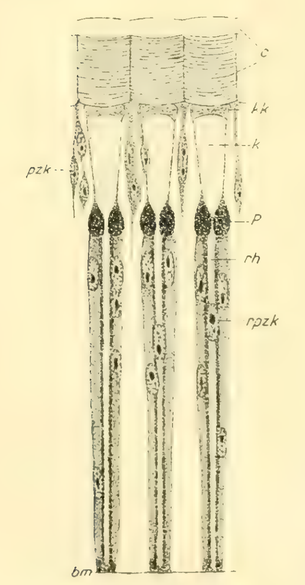
Den Übergang von den Facettenaugen der Crustaceen zu den Facettenaugen der höheren Insekten bildet das Auge von *Lepisma saccharina* L. »Seitlich von den Kristallzellen, ebenfalls der Linsenoberfläche dicht anliegend, finden wir zwei andre Zellen mit großen, mehr oval gestreckten Kernen, die reichlich Chromatin und ein deutliches Kernkörperchen enthalten. Sie schieben sich nur ganz wenig zwischen Linse und Kristallzellen ein; der Vergleich mit Poduren und *Machilis* nötigt uns, sie als Corneagenzellen anzusehen, die wir eigentlich zwischen Cornealinse und Kristallzellen erwarten sollten« (HESSE 1901). HESSEs Behauptung, daß Corneagenzellen und Hauptpigmentzellen der Insekten sowie Corneagenzellen der Krebse und Hauptpigmentzellen der Insekten homolog sind, wird durch meine Resultate voll und ganz bestätigt. Deutlicher als bei den Holometabolen geht bei den Locustiden während der Ontogenie die Umwandlung der Corneagenzellen zu Hauptpigmentzellen vor sich, denn es ist als sicher anzunehmen, daß auf noch früheren Entwicklungsstadien die Hauptpigmentzellkerne zwischen Cornea und Kristallzellen liegen, wie es von PHILIPPS (1905) für die Honigbiene und von JOHANSEN (1893) für *Vanessa urticae* L. nachgewiesen wurde.

Der Folgerung, die HESSE (1901) aus der Tatsache ableitet, daß bei *Lepisma* die Corneagenzellen »nicht zwischen Kristallkegel und

Cornealinse, sondern seitlich von dem Kristallkörper liegen«, nämlich, daß sich hier die Kristallkegelzellen am Aufbau der Cornea beteiligen und dies den Übergang zu den höheren Insekten darstellt, »wo die Kristallkegelzellen allein die Cornea absondern«, und die zu Hauptpigmentzellen gewordenen Corneagenzellen für die Produktion der Cuticula nicht mehr in Frage kommen, kann ich mich nicht anschließen. Daß sich nur ihre Lage, nicht ihre Funktion geändert hat, habe ich bereits ausführlich dargetan.

Thamnotrizon chabrieri Charp.

Textfig. 25 stellt einen Längsschnitt durch drei benachbarte Ommen aus dem Auge von *Thamnotrizon chabrieri Charp.* vor, in Fig. 26 *a—c* sind Querschnitte durch die Hauptpigmentzellen und den oberen und mittleren Abschnitt einer Retinula wiedergegeben.



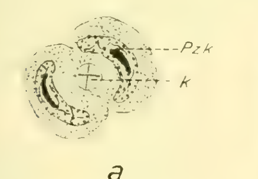
Textfig. 25.
Drei Ommatidien aus dem Auge von *Thamnotrizon chabrieri* Charp. ♀ im Längsschnitt.

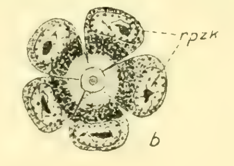
Die Facettenaugen der Locustiden zeigen große Übereinstimmung mit den Facettenaugen der Acridier. Sie sind eucon und die Bilderzeugung geschieht durch Juxtapposition. Die Cuticula (Textfig. 25 *c*) über dem Auge ist meist sehr mächtig und wird wie gewöhnlich von zwei Schichten gebildet, von denen die innere beträchtlich stärker ist als die äußere. Letztere ist unfärbbar und homogen, die untere baut sich aus zahlreichen schalenartig übereinander geschichteten Lagen auf. Die Facetten sind nach außen nur mäßig gewölbt, häufig ganz glatt, auch ihre distale Krümmung ist nur gering. Ganz selten stehen bei manchen Laubheuschrecken wie z. B. bei *Decticus verrucivorus* L. und *Pholidoptera cinerea* L. zwischen den Facetten Haargebilde, die den bei *Ectobia lapponica* L. geschilderten Bau haben und auch sonst in der Cuticula auftreten.

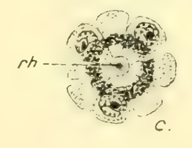
Zwischen Cornea und Kristallkegel findet sich eine tiefblau gefärbte, chromatinreiche Substanz, die auf Querschnitten durch ein feines Fadenkreuz, die Zellgrenzen der kristallogenen Zellen, in vier Teile zerlegt wird. Sie zieht sich an den Seiten des Kegels etwas herab, so daß auf günstigen Schnitten der helle Kristallkegel von einem Ring intensiv

blau gefärbten Plasmas eingeschlossen wird. Die Kegel, die proximal spitz zulaufen und vorn eben abgeschnitten oder leicht konvex sind, sind ziemlich weich und daher in den meisten Fällen geschrumpft. Nur ausnahmsweise stößt man auf fünfteilige Kristallkegel, in der Regel zeigen sie eine Trennung in vier Segmente.

Der Kristallkegel wird von den beiden Hauptpigmentzellen umhüllt, deren bohnenförmige, horizontal gelegene große Kerne am proximalen Kegelende auftreten, wo auch das schwarzbraune, sehr resistente Pigment besonders kräftig entwickelt ist. Seitlich von den Kristallkegeln treffen wir zwischen den einzelnen Ommen die länglichen Kerne



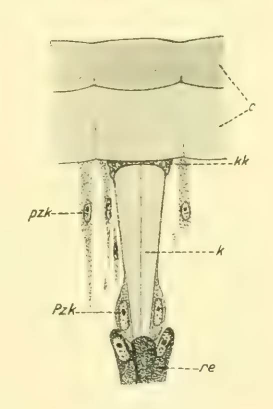




Textfig. 26.
Querschnitte durch ein Ommatidium von *Thamnotrizon chabrieri* Charp. ♀ in verschiedener Höhe. Oc. 4, Obj. 7.

der Nebenpigmentzellen an, deren Zahl mit den einzelnen Arten wechselt; bei *Pholidoptera cinerea* L. sind es z. B. auffallend weniger als bei *Thamnotrizon chabrieri* Charp. Ein eigener Kranz von Nebenpigmentzellen um jedes Ommatidium war nirgends ausgebildet, wenn auch manchmal wie bei *Decticus verrucivorus* L. nicht viel daran fehlt.

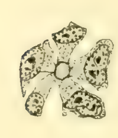
Kristallkegel und Retinula stehen in inniger Beziehung, da die äußerste Spitze des Kegels sich zwischen die Retinulazellen einsenkt, bei *Pholidoptera cinerea L.* (Textfig. 27) werden sogar die Hauptpigmentzellen von den peripheren Enden der Retinulazellen umfasst. Die schlanken Retinulae setzen sich auch hier aus acht Zellen zusammen, die jedoch nicht alle vom proximalen Kegelende bis zur Membrana basilaris reichen. Von Querschnitten durch den oberen Teil werden immer deutlich nur fünf Zellen getroffen (Textfig. 26 *b*), die drei übrigen schieben sich erst später ein (Textfig. 26 *c*). Also auch bei den Locustiden ist wie »in dem Omma

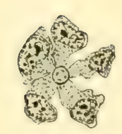


Textfig. 27.
Pholidoptera cinerea L. ♂. Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums.

von *Periplaneta* noch eine Andeutung von Zweischichtigkeit der Retinula vorhanden, wie wir sie bei den Poduren und *Lepisma* finden«. (Hesse 1901). Erwähnung verdient die Retinula von *Pholidoptera cinerea L.*, da hier die Sehzellen im oberen Ende (Textfig. 28) zahnförmig ineinandergreifen. Querschnitte des distalen Retinaendes vom Warzenbeißer, *Decticus verrucivorus L.*, zeigen eine hexagonale Anordnung, unten nehmen die Retinulaquerschnitte eine mehr runde Form an, da sie sich proximal etwas verschmälern und nicht mehr so dicht gedrängt stehen.

Die Retinulazellen sind reichlich mit Pigment versehen, das hauptsächlich an ihrem Vorder- und Hinterende sowie um die Schaltzone abgelagert ist. Konstant sind auch die Nervenfasern, die zu den Ganglien ziehen, mit Pigment belegt. Im Zentrum der Retinulazellen liegt das Rhabdom, das sich auf Quer- und Längsschnitten bis zur Basalmembran verfolgen läßt. Das Rhabdom ist vorn und hinten fast gleich dick, eine Plättchenstruktur war an ihm nicht zu erkennen, ebenso habe ich eine Segmentierung nicht wahrnehmen können. Auf Querschnitten war in der Mitte des Rhabdoms ein dunkler gefärbter, kreisförmiger Fleck zu sehen.





Textfig. 28.
Querschnitt durch den distalen Teil der Retinula von *Pholidoptera cinerea* L. ♂. Oc. 1, Obj. 7.

Wie ich bereits andeutete, ist bei sämtlichen Locustiden wie den übrigen saltatoren Insekten an der Dorsalseite der Facettenaugen eine Wachstumszone nachweisbar, auf die ich noch mit ein paar kurzen Worten einzugehen habe.

Bei der genaueren mikroskopischen Untersuchung der am weitesten dorsal gelegenen Augenregion zeigte sich, daß sie aus nicht regelrecht ausgebildeten Ommatidien besteht. Zumal bei *Troglophilus* und *Gryllotalpa*, deren Augen sich überhaupt durch große Bauelemente auszeichnen, waren diese rudimentären Ommen außerordentlich deutlich zu sehen. Hier möchte ich nur auf einen Punkt aufmerksam machen, der mir namentlich bei *Decticus verrucivorus* besonders augenfällig entgegentrat, aber auch bei den andern Heuschrecken zu konstatieren war.

Betrachtet man undepigmentierte Medianschnitte durch die Komplexaugen der saltatoren Insekten, so fällt schon bei schwacher Vergrößerung die Wachstumszone dadurch in die Augen, daß sie überraschenderweise fast kein Pigment enthält. Distal sind die embryonalen Ommatidien, denn um solche handelt es sich, völlig pigmentfrei. Infolge dieses Pigmentmangels, wozu außerdem noch die Gedrängtheit

dieser nicht typisch ausgestalteten Facettenglieder beiträgt, ist es unmöglich zu entscheiden, was Hauptpigmentzellen und was Nebenpigmentzellen sind. Nur oberhalb der Basalmembran tritt in den Retinulae Pigment auf und zwar ist es hier anscheinend dichter angehäuft, als am Hinterende der normalen Retinazellen des ventralen und zentralen Auges. Das Merkwürdigste dabei ist aber, daß das Pigment in den Sehzellen umso höher rückt, je weiter die Ommen vom oberen Augenrande entfernt sind, d. h. je älter sie sind. Die Pigmentierung schreitet ventralwärts immer weiter fort, dabei sind die Pigmentkörnchen häufig in perlschnurartigen Längsreihen angeordnet, die Hauptpigmentzellen treten klarer hervor, und schließlich kann man auch in den Nebenpigmentzellen Pigmentkörner finden. Kurz man gewinnt fast den Eindruck, als wandere das Pigment während des Wachstums, während der Vergrößerung und Ausgestaltung der embryonalen Ommatidien von der Basalmembran aus distalwärts, als entstände es gar nicht in den Zellen selbst.

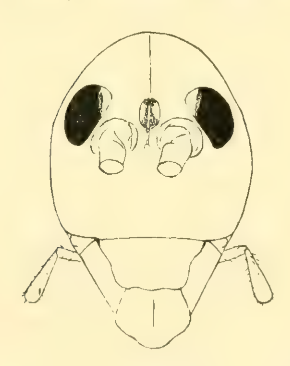
Lange Zeit wurde das Pigment der Facettenaugen »als Ausscheidungsprodukt der dasselbe führenden Zellen aufgefaßt«, eine Anschauung, die noch heutzutage von manchen Autoren vertreten wird. Damit war selbstverständlich die Frage nach seinem Ursprung erledigt. Diese an sich naheliegende Annahme erwies sich jedoch als falsch. Sie wurde zuerst von JOHANSEN (1893) umgestoßen, der bei seinen Studien über die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae L.* die interessante Entdeckung machte, daß — auf die Einzelheiten kann ich mich hier nicht einlassen — das Pigment der Raupenaugen, die bekanntlich kurz vor der Verpuppung reduziert werden, durch Wanderzellen (Phagocyten) den Hypodermiszellen der Imagoaugen übergeben wird. Ein ähnliches Resultat erhielt KIRCHHOFFER bei seinen Untersuchungen über »Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* Fabr.« (1910). »Das Pigment ist kein Produkt der Zellen, in denen es bei der Imago angetroffen wird. Es stammt von dem Pigment der Larvenaugen, die während der Metamorphose gegen das Ganglion opticum rücken. Die Pigmentkörnchen wandern, den Postretinalfasern entlang, zunächst in die Retinulazellen und von da in die Pigmentzellen ein«. Lassen wir vorläufig die Frage offen, ob hierbei Phagocyten im Spiele sind oder nicht, die Tatsache bleibt doch bestehen, daß das Pigment in den Facettenaugen der Coleopteren und Lepidopteren, denn man wird diese Befunde verallgemeinern dürfen, nicht von den das Auge zusammensetzenden Zellen selbst produziert wird, son-

dern von außen in das Auge hineingelangt Der Name »Pigmentzelle« bezeichnet daher durchaus nicht die Funktion der Haupt- und Nebenpigmentzellen, da diese nicht in der Pigmentabscheidung besteht.

Die nach dem dorsalen Augenrande zu immer weniger weit distalwärts reichende Pigmentierung der Ommen bei den Heuschrecken legt nahe, daß bei den hemimetabolen Insekten gleichfalls das Pigment erst »mehr oder weniger zum Schluß der Entwicklung in den Augen auftritt« und ferner nicht von den Hypodermiszellen selbst abgeschieden wird. Durch diese Tatsachen wird meiner Ansicht auch etwas Licht in die sonst völlig unverständliche Pigmentierung der Nervenstränge hinter der Basalmembran bei Krebsen und Insekten, die sich oft bis in die Ganglien hinein erstreckt, gebracht.

Troglophilus cavicola Koll.

Die Krainer Höhlenheuschrecke, *Troglophilus cavicola*. Koll., die beiläufig bemerkt, flügellos ist, besitzt trotz ihrer unterirdischen Lebensweise ziemlich große vorspringende Facettenaugen (vgl. Textfig. 29). Die Augen haben eine länglichovale nach außen abgerundete Form mit einem gegen die Fühlerbasis geraden Vorderrand. Sie sind tiefschwarz bis auf eine am Scheitel gelegene abweichend gefärbte hellere Partie, in der wir analog den Verhältnissen bei den bisher besprochenen Locustiden die Zuwachszone zu sehen haben. Wie schon die äußere Betrachtung vermuten läßt, ist die Wachstumszone bei dieser Art außerordentlich groß.



Textfig. 29.
Troglophilus cavicola Koll.

Wenn auch die enorme Verlängerung der Lippentaster und Antennen der Höhlenheuschrecken, letztere sind beinahe dreimal so lang wie der Körper, dafür spricht, daß den Augen im Leben dieser Tiere keine allzu große Bedeutung zukommen kann, so sind die Troglophiliden doch durchaus nicht blind, wie man meinen könnte. Die Augen sind zwar im Vergleich zu den Locustiden der oberirdischen Fauna facettenarm, sind aber, wie sich bei genauerem Studium herausstellte, keineswegs degeneriert und verkümmert, sondern setzen sich aus völlig intakten und funktionsfähigen Ommatidien zusammen, die noch dazu ganz deutlich zeigen, daß sie dem Leben im Dämmerlicht angepaßt sind. Dies wie auch das hier und da auftretende Körperpigment, welches ihnen die

marmorierte Zeichnung verleiht, legen nahe, daß die sogenannten »Höhlenheuschrecken« des Karsts keine echten Höhlenbewohner, keine Troglobien sind, die Zeit ihres Lebens des Tageslichtes entbehren und die »freiwillig das Dunkel der Höhlen nicht verlassen«, sondern Troglophilen, »Grottentiere, welche die Stellen bewohnen, zu denen noch einiges Tageslicht dringt, und die gelegentlich auch außerhalb der Höhlen angetroffen werden« (Kolbe 1902). In der Tat soll *Troglophilus cavicola* Koll., wie Wünn (1909) angibt, »auch außer-



Textfig. 30.
Totalbild des Auges und des Ganglienapparates von *Troglophilus cavicola* Koll. ♂.

halb der Höhlen in schattigen Wäldern unter Steinen, in Felsritzen, unter Baumrinde usw. zu finden sein«. Daß von den Saltatoren gerade nur die Locustiden in der Fauna subterranea vertreten sind, kann nicht besonders wundernehmen, da die Laubheuschrecken überhaupt im Gegensatz zu den Acridiern sehr lichtscheue Insekten sind, die erst nach Sonnenuntergang, bisweilen sogar erst mitternachts ihr Konzert beginnen, tagsüber aber sich meist verborgen halten.

Schon aus dem Totalbild des Auges von *Troglophilus cavicola* Koll. ♂, wie ich es in Textfig. 30 zur Darstellung gebracht habe, ist zu ersehen, daß das Facettenauge dieser Heuschreckenart, verglichen mit denen der

bisher genauer geschilderten hypogäen Locustiden, aus weniger und viel kürzeren und breiteren Facettengliedern besteht. Man braucht nur die Ommatidien aus dem Auge von *Thamnotrizon chabrieri* Charp. (Textfig. 25) und *Troglophilus cavicola* Koll. (Textfig. 31), beide mit gleicher Vergrößerung entworfen, einander gegenüberzustellen, um sich hiervon zu überzeugen. Die Verbreiterung der Facettenkeile ist natürlich dem Einfluß des Halbdunkels zuzuschreiben. Sollte das Auge auch nach der Einwanderung in die lichtarmen unterirdischen Räume weiter fungieren, so mußte es, um auch im Dämmerlicht der Grotten Lichteindrücke wahrnehmen zu können, lichtstärker werden, was bei den appositionellen Facettenaugen nur durch eine Verbreiterung des dioptrischen Apparates, d. h. von Linse, Kristallkegel und Rhabdom erreicht werden kann.

Daß *Troglophilus* bei der geringen Zahl, sowie der Größe der Facetten relativ undeutlich sieht, liegt auf der Hand. Ich selbst habe mit der gleichfalls zu den Troglophiliden gehörigen *Diestrammena marmorata* de Haan, die im Bau der Facettenaugen ganz dieselben Verhältnisse wie *Troglophilus cavicola* Koll. zeigt, Versuche angestellt und habe gefunden, daß sie nur schlecht sieht. Doch waren die Versuche, wie für mich jetzt feststeht, nicht einwandfrei, da sie im hellen Tageslicht vorgenommen wurden, die Tiere infolgedessen geblendet sein konnten, ganz entsprechend dem, wenn Insekten mit typischen Tagaugen trotz ihrer scharfen Sehorgane schon bei einbrechender Dämmerung blind werden. Daß dies tatsächlich der Fall war, darauf scheint mir eine Beobachtung hinzudeuten, die Wünn (1909) mitteilt. Er fütterte *Diestrammena m.* unter anderm mit Insekten und fand, dass sie Kleinschmetterlinge, die sie mit Licht nicht wahrgenommen hatten, sehr bald entdeckten, wenn er das Zimmer durch Herabschrauben der Petroleumlampe verdunkelte.

Wie ich bereits eingangs andeutete, sind die Facettenaugen der Höhlenheuschrecken durch eine ungewöhnlich große Zuwachszone ausgezeichnet, die wie Fig. 30 lehrt, fast völlig des Pigmentes entbehrt und sich dadurch scharf von der übrigen reichpigmentierten ventralen Augenpartie abhebt. Ich glaubte daher anfänglich, als ich die Knospungszone an der Dorsalseite der Komplexaugen der hemimetabolen Insekten noch nicht kannte, daß ich es hier mit einem Doppelauge zu tun hätte, ein Gedanke, der im Hinblick auf die Figur wohl auch nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Die pigmentfreie, nach oben gerichtete Partie würde dann nach den bisherigen Ansichten Superpositionsbilder entwerfen und demnach besonders gut für das Bewe-

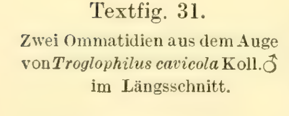
gungssehen geeignet sein, die untere dagegen käme ihrer Appositionsbilder wegen für die Formrezeption in Frage. Standen dem aber schon von vornherein verschiedene Bedenken entgegen, wie die Facettenlosigkeit der Cuticula über den dorsalen pigmentarmen Ommen und vor allem die Erwägung, daß dann nicht gerade im Dorsalauge die Ommatidien dichter aneinander gedrängt stehen dürften, als im Ventralauge, so stellte sich diese Vermutung durch die Entdeckung der Wachstumszone als Irrtum heraus.

Wie kommt es nun aber, daß die Wachstumszone gerade bei den unterirdischen Formen, bei *Troglophilus cavicola* Koll., *Diestrammena marmorata* de Haan und, wie ich gleich hinzufügen will, bei *Gryllotalpa gryllotalpa* L. so mächtig ist? Man kann sich denken, und das wird wohl auch das Natürliche sein, daß der Grund hierfür in der Verbreiterung der Ommatidien zu suchen ist. Sollen, wie ich oben ausführte, die Facettenaugen der Troglophilen nicht wertlos werden, so müssen sie sich der in den Grotten herrschenden geringen Helligkeit anpassen, was durch Verbreiterung der dioptrischen Elemente und damit der Ommen überhaupt erreicht wird. Wie sich leicht einsehen läßt, können natürlich nicht alle Ommatidien des gewöhnlichen Locustidenauges verbreitert werden, denn das Facettenauge kann nicht ins Unendliche wachsen, sondern nur ein kleiner Teil. Dies werden selbstverständlich die ältesten, auf das Facettenauge der Orthopteren angewandt, die ventralen sein, die übrigen, bereits angelegten finden, wenn ich mich so ausdrücken darf, ihren Platz bereits besetzt und bleiben unentwickelt, und so erklärt sich die auffällig große Zuwachszone im Auge dieser Insekten. Überdies beweist sie meiner Ansicht nach, daß sie von Formen abstammen, deren Augen aus einer größeren Zahl von Facettengliedern zusammengesetzt sind.

Aus Fig. 30 geht ferner hervor, daß die normalen pigmentierten Ommatidien dorsalwärts immer mehr ,und zwar ganz erheblich, von der Basalmembran abrücken, ein Verhalten, das auch bei *Gryllotalpa gryllotalpa* L. und *Diestrammena marmorata* de Haan beobachtet wird. Ich habe lange Zeit hin und her gesonnen, was wohl der Grund hierfür sein könnte und bin schließlich zu dem Resultat gekommen, daß dies eine rein mechanische Ursache hat. Wie gesagt, haben die ventralen Ommen die Tendenz, sich zu verbreitern, die Ommen der Wachstumszone dagegen die Tendenz, ventralwärts nachzurücken, dieser doppelte Druck äußert sich, da ein seitliches Ausweichen nicht möglich ist, in einer aufstauchenden Kraft, die die allmähliche Trennung der Ommatidien von der Membrana basilaris bewirkt. Auch im Auge von *Stylopyga* (*Peri-*

planeta) orientalis L. entfernen sich, wie ich zeigte, die Ommen gegen das Augencentrum immer weiter von der Basalmembran (Taf. IV, Fig. 1), was gleichfalls auf dem gegenseitigen Druck, den die sich nach oben verbreiternden Ommatidien aufeinander ausüben, beruht, und dem man auch die hexagonale Anordnung der Ommatidien im distalen Abschnitt sowie die sechseckige Felderung der ursprünglich runden Facetten zuzuschreiben hat.

Bei der Beschreibung der einzelnen Ommatidien kann ich mich kurz fassen, da trotz der Anpassung der Augen an das Höhlenleben, die sich in der Verbreiterung und Verkürzung der Ommen kundgab, der histologische Bau der Facettenglieder im großen ganzen erhalten geblieben ist.



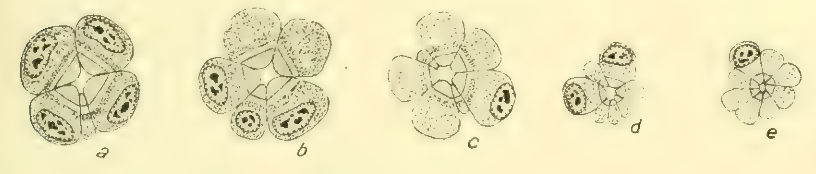
Textfig. 31.
Zwei Ommatidien aus dem Auge von *Troglophilus cavicola* Koll. ♂ im Längsschnitt.

Die Cornea (Fig. 31 *c*) ist dünn, der Kopf überhaupt nicht so stark chitinisiert wie bei den Locustiden der Oberwelt, die gegen Verdunstung usw. eines besseren Schutzes bedürfen. Auch über dem Facettenauge ist die Cuticula zweischichtig. Die Innenschicht, nur wenig dicker als die äußere, wird ebenso wie bei den übrigen Heuschrecken durch senkrechte dunklere Streifen in der Zahl der Facetten entsprechende Abschnitte geteilt. Die großen breiten Cornealinsen sind außen nur mäßig gewölbt, auf der Innenseite ist die Krümmung gleichfalls nicht bedeutend. Nicht facettiert ist die Cuticula über der Zuwachszone am Augenhinterrand, nur beim Übergang zu den eigentlichen Facettenkeilen zeigt sie im Innern immer deutlicher convexe facettenartige Vorsprünge.

Der Corneawölbung schmiegen sich distal die Semperschen Zellen an, deren Kerne wir der Kegelbasis seitlich aufgelagert finden. Der Kegel (Fig. 31 *k*) selbst ist kurz und gedrungen und zerfällt, wie auf Querschnitten gut zu erkennen ist, in vier Segmente. Zwei mit schwärzlichem Pigment erfüllte Hauptpigmentzellen schließen den oberen Teil des Kristallkegels ein. Außer den beiden Hauptpigmentzellen sind noch in geringer Zahl Nebenpigmentzellen vorhanden, die die Zwischenräume zwischen den einzelnen Ommatidien ausfüllen und ebenfalls stark pigmentiert sind.

Infolge der recht ansehnlichen Bauelemente erweist sich das Facettenauge von *Troglophilus* wie auch von *Diestrammena* betreffs Zahl

und Anordnung der Retinulazellen sehr instruktiv. Retinula und Rhabdom weichen distal auseinander und umgreifen trichterförmig das hintere Drittel des Kristallkegels, so daß sich auf Querschnitten durch den peripheren Retinulaabschnitt inmitten der Retinulazellen der vierteilige Kegel noch deutlich nachweisen läßt. Am Aufbau jeder Retinula beteiligen sich acht Zellen, doch sind es distal nur vier und dementsprechend zeigt das Rhabdom in dieser Region nur eine Trennung in vier Rhabdomere. Daß diese in der Regel zwischen je zwei Kegelsegmenten auftreten, ist wohl auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen. Zwischen die vier oberen Sehzellen schiebt sich indessen bald eine fünfte Zelle ein (Textfig. 32 *a*) und damit wird die für den distalen Retinulaabschnitt der Locustiden typische Fünfzahl erreicht. Proximalwärts kommt eine sechste und siebente (Fig. 32 *c*) hinzu und endlich schaltet sich weiterhin noch eine achte Sehzelle ein (Fig. 32 *e*). Alle acht Retinulazellen nehmen an der



Textfig. 32.
Querschnitte durch die Retinula von *Troglophilus cavicola* Koll. (Larve) in verschiedener Höhe. Oc. 1, Ap.

Bildung des Rhabdoms teil, das, distal von rechteckigem Querschnitt, daher proximal eine polygonale Form annimmt. Um das Rhabdom ist eine Schaltzone ausgebildet, und es wird, wie ich es nur noch bei *Gryllus domesticus* L. beobachtet habe, auf Quer- wie auf Längsschnitten von dem Zellplasma deutlich durch einen schmalen dunkel gefärbten Streifen abgegrenzt, von welchem feine Fäden zum Rhabdom gehen, und der den »Blepharoblasten« Holmgrens, bzw. den »Knöpfchen« Hesses entspricht. Das Pigment in den Retinulazellen ist in der Hauptsache um das Rhabdom abgelagert.

Infolge der Schichtung der Retinula sind natürlich die zu den Sehzellen gehörigen Kerne in verschiedener Höhe gruppiert. Wo Kerne auftreten, ist die Retinula zumal im basalen Teil, wie ein Blick auf die Querschnitte lehrt, asymmetrisch. Die oberen Kerne heben sich durch ihre rundliche Gestalt von den langgestreckten proximalen Retinulazellkernen ab. Zwischen der distalen und der unteren Kernzone zeigt das Ommatidium häufig eine Einschnürung (vgl. Textfig. 31 rechts),

die ebenfalls auf die Schichtung und Asymmetrie der Retinula zurückzuführen ist.

Wie das Facettenauge selbst, so ist auch der Tractus opticus (Textfig. 30) von *Troglophilus cavicola* Koll. durchaus nicht degeneriert. Mag er auch vielleicht im Vergleich zum ganglionären Apparat andrer Locustiden etwas kleiner sein, so ist dies doch nicht als eigentliche Reduktionserscheinung zu deuten, da im allgemeinen die Sehganglien »in ihrer Entwicklung im direkten Verhältnis zu dem Umfang der Facettenaugen« stehen (Hesse 1910).

Im Anschluß hieran möchte ich einen Irrtum beseitigen, der durch Schimmer (1909) Eingang in die Literatur gefunden hat. Schimmer »Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila* Latr.« untersuchte auch das Auge von *Myrmecophila acervorum* Panz. und fand, daß hier ein in Rudimentation begriffenes Organ vorliegt. Die Rückbildung hat, was von besonderem Interesse ist, »als hier der Weg, den die Rückbildung genommen hat, zu erschließen ist«, beim dioptrischen Apparat begonnen. »Die Cornealinsen sind von auffallend geringer Mächtigkeit« (meiner Ansicht nach durchaus nicht als Degeneration des dioptrischen Apparates aufzufassen), und die Kristallkegel sind völlig geschwunden. Dagegen erweist sich Augenganglion und Augennerv sowie das gesamte Procerebrum »als resistentester Teil, da sich bei ihm weder quantitativ noch qualitativ Spuren einer Rückbildung nachweisen lassen«. Eine Entdeckung, die durch die Untersuchungen von Strauss über den Bau rudimentärer Amphipodenaugen bestätigt wurde, da »sich hierbei ebenfalls die beginnende Reduktion in Gestalt des Schwindens des dioptrischen Apparates und in der Erhaltung der lichtempfindenden Elemente zeigte«. Schimmer fährt dann fort: »In Widerspruch stehen jedoch diese Ergebnisse mit der Beobachtung A. S. Packards an gewissen Insekten der nordamerikanischen Höhlenfauna (Packard 1886). Packard untersuchte zwei »cave crickets« *Ceutophilus maculatus* Pack. und *Hadenoecus subterraneus* Scudd. und fand, daß die Augen noch wohl entwickelt, die Augenganglien jedoch im Verhältnis zu ersteren kleiner und die Augennerven weniger dick waren«.

Wie Schimmer zu der Behauptung kommt, daß im Gegensatz zur Ameisengrille bei den »cave crickets« die Reduktion der Facettenaugen beim nervösen Apparat beginnt, ist mir unverständlich. Packard vergleicht Auge und Gehirn der Höhlenheuschrecke *Hadenoecus subterraneus* Scudd. — übrigens eine Dämmerungsform, die nahe am Eingang der Höhlen lebt — mit denen von *Ceutophilus maculatus* Harr., einer Heu-

schrecke, »which lives above ground under sticks and stones« und kommt zu dem Resultat, daß bei *Hadenoecus* die Augen ein wenig schmäler sind wie bei *Ceutophilus*. »The procerebrum is large and well developed, but the optic ganglia are small and of the same relative size as in *Ceutophilus*, while the optic nerves are a little longer and slenderer, but no more than on would expect from the smaller eyes and their greater distance apart«. PACKARD fügt also ausdrücklich hinzu, daß die Verkleinerung des Tractus opticus kein Reduktionsmerkmal ist, und seine Angaben stehen demzufolge keineswegs in Widerspruch mit den Befunden von STRAUSS und SCHIMMER.

3. Gryllidae.

Geschichtliches.

Eine eingehendere Darstellung vom Facettenauge der Grabheuschrecken, und zwar speziell von *Gryllotalpa gryllotalpa* L. findet sich erst bei GRENACHER. J. MÜLLER (1829) gibt nur an, daß er bei *Gryllus hieroglyphicus* »die durchsichtigen Kegel« beobachtet hat, und LEYDIG (1855 und 1864) begnügt sich mit der Bemerkung, daß bei der Maulwurfsgrille »am oberen Ende der Umhüllungsschläuche unmittelbar unter der dünnen Hornhaut zu jedem Schlauch gehörig vier kernartige Bildungen «auftreten, »welche in gleicher Höhe mit den vier Höckern der kleinen Kristallkegel liegen«. Auch bei der Feldgrille wurden von CLAPARÈDE (1860) unter jeder Facette vier Kerne beobachtet, die er die »SEMPERschen Kerne« nennt.

Gryllotalpa weist nach den Untersuchungen GRENACHERS (1874 und 1879) hinsichtlich der Facettenaugen mit *Stylopyga* große Ähnlichkeit auf, gehört wie diese »bezüglich des Kristallkegels ebenfalls zu den euconen Formen«. »Die Teilung des Rhabdoms ist hier nur rudimentär, so daß nur die äußerste Spitze des Kristallkegels sich in die Vertiefung am Vorderende derselben einsenkt. Die Kerne der Retinula sind sehr deutlich; man kann mit Leichtigkeit deren vier zählen, welche Zahl auch den Teilstücken des Rhabdoms auf Querschnitten entspricht«, eine Behauptung, die auch von CARRIÈRE (1885) vertreten wird.

Bei SCHIMMER (1909) findet sich endlich noch eine sehr ausführliche Beschreibung vom Facettenauge der Ameisengrille, *Myrmecophila acervorum* Panz. Infolge der hypogäen Lebensweise ist das Auge stark reduziert, die Kristallkegel völlig geschwunden. »Die trichterförmige Einsenkung, in welche allgemein bei Orthopteren der Conus eintaucht« ist erhalten geblieben, »wenn auch eine gewisse Verflachung der Grube

nicht geleugnet werden kann. Die Zahl der Rhabdomere beträgt sieben, wie HESSE (1901) auch an *Periplaneta* feststellte. Auf Querschnitten durch den oberen Teil der Retinula erhält man jenes Bild, das GRENACHER zu der Annahme von vier Rhadomeren veranlaßte. Auf einzelnen tieferen Schnitten sieht man jedoch ein viertes oder ein fünftes Rhabdomer sich zwischen die oberen vier einschieben, so daß vier größere und ein, bzw. zwei kleinere, schmälere Rhabdomere auftreten. Auf den meisten tieferen Schnitten jedoch lassen sich nur drei Rhabdomere unterscheiden. Die Annahme HESSEs, daß die vier oberen und drei unteren Sehzellen in einer Art Verzahnung ineinandergreifen, bestätigt sich demnach bei *Myrmecophila* in vollem Umfange. Dementsprechend trifft man die Kerne der Sehzellen in einer oberen und einer unteren Lage an«.

»Das Auge hat die Gestalt eines an den Ecken abgerundeten Rhombus« und »ist schwarz pigmentiert; jedoch tritt das Pigment an der zuhinterst gelegenen Rhombusecke etwas zurück, so daß diese heller erscheint und ein ovaler Ausschnitt im Auge vorgetäuscht wird«. Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, daß dieser »ovale Ausschnitt«, den SCHIMMER hier gesehen hat, die Zuwachszone repräsentiert. Als solche hat er ihn aber nicht erkannt, wie aus folgendem hervorgeht. Bei *Myrmecophila ochracea* Fisch. »war eine verschiedene Größe des Durchmessers bei einzelnen Linsen zu konstatieren; neben 25 nahezu gleichflächige große Facetten reihen sich am Hinterrande fünf kleine von kaum halben Durchmesser an« und hierzu bemerkt er: »Vielleicht gehören die fünf kleinen an der Peripherie gelegenen Facetten des Auges von *M. ochracea* einem Stadium an, bei welchem auch bereits die Retinula im Schwinden begriffen ist«.

Eigene Untersuchungen.

Untersucht habe ich:

Liogryllus campestris L. ♂ und Larve,
Gryllus domesticus L.
Gryllotalpa gryllotalpa L. (*vulgaris* Latr.), Larven.

»Trotz ihrer Nahrung, die hauptsächlich aus Pflanzenteilen besteht, haben die Grillen ziemlich große Netzaugen, obgleich man erwarten sollte, daß sie bei dieser Art von Nahrung nur kleine Netzaugen haben, da sie ja ihre Beutetiere nicht von weither erkennen müssen« (TÜMPEL 1901). Diese Behauptung TÜMPELs läßt sich nicht in vollem Umfang aufrecht erhalten, denn *Gryllotalpa gryllotalpa* L. zum mindesten »nährt sich hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich von In-

sekten« (PETROFF 1867), vgl. auch KOLAZY (1871). Ich selbst habe *Liogryllus campestris* L. mit Fliegen und andern Insekten gefüttert, über die sie sich sofort hermachten und jeder andern Nahrung vorzogen. Auch die Tatsache, daß bei den Feldgrillen die Männchen häufig von den Weibchen gefressen werden und die Männchen einander töten und fressen, spricht meines Erachtens dagegen, daß die Grillen reine Pflanzenfresser sind, wie TÜMPEL annimmt.

Es wäre auch sonst nicht zu verstehen, warum sie Facetten von verschiedener Größe besitzen, warum die Ommatidien der unteren Augenpartie merklich kürzer und schmäler sind als die weiter oben gelegenen. Derartige Differenzierungen kommen nur bei Raubinsekten vor. Der feiner facettierte, nach unten gerichtete Augenteil gibt die schärfsten Bilder und kommt daher nach EXNER (1891) für die Wahrnehmung ruhender Objekte in Betracht, während» der obere das Nahen der Gefahren oder das neuer Beute anzeigt«.

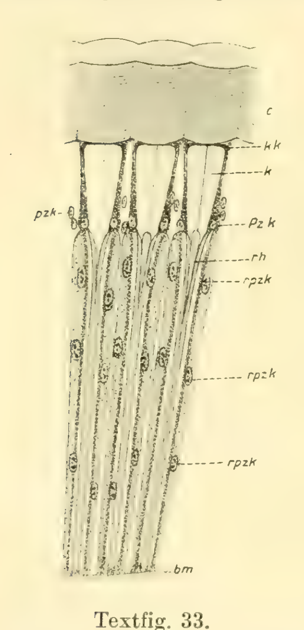
Bei den drei von mir untersuchten Grabheuschrecken kehren im Bau der Facettenaugen dieselben Verhältnisse wieder, nur daß beim Heimchen und der Maulwurfsgrille in Anpassung an das nächtliche Leben die Ommatidien breiter, demnach lichtstärker sind als bei *Liogryllus campestris* L., und daß aus diesem Grunde die dorsal gelegene, schon äußerlich sichtbare Wachstumszone bei diesen beiden Formen, vor allem bei *Gryllotalpa* eine mächtige Entwicklung zeigt. Ich begnüge mich daher mit der Beschreibung der Facettenaugen von *Gryllus domesticus* L., die bisher noch keine Bearbeitung gefunden haben.

Gryllus domesticus L.

An der Hand der beigegebenen Abbildungen (Textfig. 33, 34, 35 *a—d*) ist es ein Leichtes, sich zu überzeugen, daß die Facettenaugen der Grillen mit denen der bisher besprochenen saltatoren Insekten in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen.

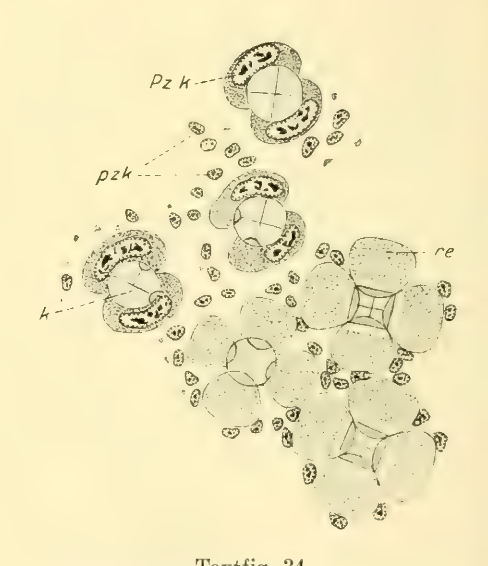
Die Cuticula über dem Facettenauge (vgl. Textfig. 33 *c*) setzt sich wie gewöhnlich aus zwei deutlich voneinander getrennten Schichten zusammen. Ihrer verschiedenen Entstehung nach ist die äußere Lage homogen und sehr viel dünner als die innere, die sich schon bei schwacher Vergrößerung in zahlreiche Lamellen auflöst. Zwischen den biconvexen Linsen finden sich in reicher Zahl Haarborsten. Ihre Kerne — es gehören stets mehrere zu einem Haar — liegen dicht unter der Cornea und sind daher nicht leicht mit den Nebenpigmentzellkernen zu verwechseln, die in der Hauptsache in der Höhe der distalen Retinulaenden gelegen sind.

Der echte Kristallkegel schmiegt sich der inneren Corneawölbung an. Die Semperschen Kerne (Fig. 33 *kk*) sowie die Reste der kristallogenen Zellen sind seiner distalen Basis seitlich aufgelagert. Der Kegel zerfällt in vier Teilstücke, die von zwei großen Hauptpigmentzellen zusammengehalten werden. Die Kerne der letzteren (Fig. 33 *Pzk* und 39 *PzK*) sind bohnenförmig gekrümmt und umfassen die hintere Spitze des Kegels. Bei den von mir untersuchten Larven der Maulwurfsgrille — es waren schon ältere Stadien — waren sie erst bis zur Mitte des Kristallkegels herabgewandert, während sie sich in den von Grenacher



Textfig. 33.

Drei Ommatidien aus dem Auge von *Gryllus domesticus* L. ♂ im Längsschnitt.



Textfig. 34.

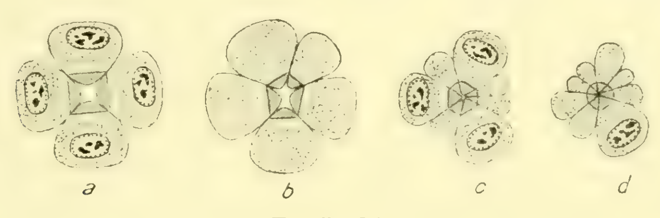
Gryllus domesticus L. ♂. Querschnitt durch den distalen Teil mehrerer Facettenglieder. Oc. 3, Obj. 7.

(1879) abgebildeten Ommatidien der Imago wie beim Heimchen dicht über der Retinula finden.

Das untere Kegelende senkt sich zwischen die Retinulazellen ein, die samt ihren Rhabdomeren distal trichterförmig auseinanderweichen. Auf Querschnitten durch diese Region (Textfig. 34) wird daher der Kegel vom Rhabdom völlig umgeben. Das von den Retinulazellen eingeschlossene Rhabdom ist in seinem oberen Teil von fast quadratischem Querschnitt und zeigt entsprechend der Vierzahl der Sehzellen in diesem Abschnitt nur eine Trennung in vier Rhabdomere. Die Kerne der vier distalen Retinulazellen werden häufig von einem Querschnitt getroffen

(s. Textfig. 35 *a*). Proximal treten zwischen diese Zellen, was Grenacher und Carrière entgangen ist, weitere Zellen ein (Fig. 35. *b*—*d*), die hier den Hauptteil an der Rhabdombildung tragen, bis schließlich dicht über der Basalmembran die typische Achtzahl erreicht wird. Infolge dieser Schichtung liegen die Sehzellkerne nie in einer Ebene, sondern sind in drei Gruppen angeordnet, und die Retinula zeigt auf Querschnitten asymmetrische Bilder. Die Schichtung des retinalen Ommenteils, nach Hesse eine Hindeutung auf die zweischichtigen Apterygotenaugen, war auch auf Längsschnitten recht gut zu erkennen, da die Zellgrenzen sehr deutlich wahrzunehmen sind. Besonders schön war dies bei *Gryllotalpa* zu sehen.

Das Rhabdom, das die ganze Länge der Retinula durchzieht, weist eine feine Querstreifung auf. Auch die Schaltzone, die um das Rhabdom zu sehen ist, wird von feinsten Fibrillen durchsetzt. Das Retina-



Textfig. 35.
Querschnitte durch die Retinula von *Gryllus domesticus* L. ♂ in verschiedener Höhe. Oc. 3, Obj. 7.

pigment, das sich in die Nervenstränge unter der Basalmembran fortsetzt, umhüllt das Rhabdom mit einem dichten Pigmentmantel.

Zum Schluß sei erwähnt, daß sich häufig der Eintritt von Tracheen ins Auge beobachten läßt, die sich hier gabelig verästeln, aber keine bestimmte Anordnung zeigen, mithin ihnen eine Bedeutung für den Sehvorgang nicht zukommt.

II. Die Facettenaugen der Termiten oder weißen Ameisen.

Geschichtliches.

Über die Facettenaugen der Termiten — ihre Sinnesorgane überhaupt — sind bis auf den heutigen Tag nur wenige Mitteilungen erschienen. In der termitologischen Literatur finden sich meist nur kurze Bemerkungen über Größe, Form und Lage der Augen, soweit sie eben für die Systematik von Wichtigkeit schienen; anatomische Untersuchungen über ihren Bau wurden nur ganz vereinzelt angestellt.

In ihrer in den Mémoires de la société zoologique de France, 23. Année

erschienenen Arbeit »Les Calotermes de Ceylan« machen Bugnion und Popoff Angaben über die Augen von *Calotermes Greeni.* Welcher Art diese sind, blieb mir aber unbekannt, da die Abhandlung mir leider nur im Referat zugänglich war.

Außer ihnen hat sich allein noch Nils Holmgren (1909) mit dem Studium der Facettenaugen und des Nervensystems der Termiten befaßt. Allerdings sind auch seine Angaben sehr allgemein gehalten, auf feinere histologische Details geht er nicht ein.

Nach Holmgren sind die mehr oder weniger gewölbten Facettenaugen der geflügelten Geschlechtstiere zirkelrund, nur *Archotermopsis* besitzt nierenförmige Augen, seines Erachtens — im Gegensatz zu Desneux — keine primitive, etwa auf die Augenform der Blattiden zurückzuführende Erscheinung. »Das junge Geschlechtstier besitzt eine wohlentwickelte Retinulaschicht mit hohen Ommatiden, welche wenigstens viermal höher als breit sind. Bei sehr jungen Tieren ist die Linsenschicht noch nicht ausgebildet, bei einer wenig älteren aber sind die Linsen wie bei den Königinnen vorhanden. Bei den jungen Tieren ist der Sehnerv wohl entwickelt und sendet zahlreiche Zweige zu den Ommatiden.« Die Sehganglien liegen den Seiten des Protocerebrums dicht an. Nur bei *Syntermes dirus* (Klug.) Holmgr. sind sie gestielt und daher wie bei den Schaben vom Protocerebrum abgesetzt.

Das interessanteste Ergebnis seiner Untersuchungen ist die auffällige Reduktion der Facettenaugen bei König und Königin. Bei einem Vergleich der Augen der geflügelten mit denen der ungeflügelten Geschlechtstiere fand er, daß »die Facettenaugen des alten Tieres (der Königinnen und Könige) eine durchaus degenerierte Ommatidenschicht besitzen, wo die Zellen ganz mit Pigment angefüllt sind. Die Ommatiden sind hier kaum so hoch wie breit, und man kann nicht mehr die Ommatidennatur derselben feststellen. Es ist ganz einfach eine Lage von schwarzpigmentierten Hypodermiszellen. Daß diese degenerierten Augen nicht in derselben Weise wie die hochentwickelten Augen der jungen Tiere funktionieren können, ist ohne weiteres klar, besonders wenn man die Sehganglien der jungen mit denjenigen der alten Tiere vergleicht«. Die beiden Markmassen der Sehganglien der älteren Individuen besitzen einen Durchmesser, der nicht einmal ein Viertel von dem der jungen, das Nest verlassenden geflügelten Imagines ist, zweifellos eine Folge der Reduktion der Facettenaugen. »Die Reduktion der Facettenaugen hat einen sehr schnellen Verlauf. Tiere, welche bei der Schwärmung genommen wurden, hatten bei nachträglicher Untersuchung wohlausgebildete Augen. Solche aber, welche derselben Schwär-

mung angehörten, aber welche ein paar Tage unter Baumrinde eingekrochen gewesen, hatten schon ihre Augen reduziert.«

Was die Arbeitstiere anlangt, so haben nach Holmgren nur die Arbeiter der primitiven Formen deutliche Facettenaugen. Z. B. besitzt der Arbeiter von *Hodotermes mosambicus* Hag. facettierte Komplexaugen mit ziemlich starken Sehnerven, aber verhältnismäßig wenig prononzierten Ganglien. Auch beim Arbeiter von *Serritermes serrifer* (Bates) Wasm. sind deutlich sichtbare Facettenaugen vorhanden. »Sie besitzen eine wohlentwickelte Retinalage von gut entwickelten Ommatiden. Diese Lage scheint den Sehganglien direkt anzuliegen.«

Bei den Arbeitern der höheren Termiten lassen sich zwar äußerlich keine Spuren von Facettenaugen erkennen, vorhanden sind sie aber doch in manchen Fällen, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt. So fand Holmgren beim Arbeiter von *Rhinotermes taurus* Desn. Facettenaugenrudimente. »Sie bestehen ganz einfach aus einer Gruppe von vergrößerten, helleren Hypodermiszellen, von denen einige (2—3) eine deutliche kreisförmige oder U-förmige Pigmentanhäufung besitzen. Dies Pigment ist aber nicht von demselben Aussehen wie bei den Geschlechtstieren, sondern ist viel kleinkörniger.« Mit dieser Rückbildung der Augen ist natürlich eine entsprechende Reduktion der optischen Ganglien verbunden. »Die Sehnerven sind vielleicht vorhanden, aber enthalten nur wenige Nervenfädchen, und von den bei den Geschlechtstieren, besonders den jungen, so wohlentwickelten Sehganglien kann man gar nichts entdecken. Die Seiten des Protocerebralganglions sind somit kreisförmig abgerundet.« Ähnlich verhalten sich die Arbeiter von *Cornitermes labralis* Holmgr. und *Armitermes neotenicus*. Auch bei letzterem »ist das Nervensystem durch die Reduktion der Facettenaugen ein wenig verändert worden. Die Sehnerven sind freilich vorhanden und versorgen die noch als flache Zellplatten vorhandenen Augenrudimente. Die Sehganglien sind aber nicht mehr zu erkennen, obschon sie wohl jedoch als Rudimente vorhanden sein dürften.«

Bei den Soldaten sind die Verhältnisse im allgemeinen dieselben wie bei den Arbeitern. So sind bei *Armitermes neotenicus* gleichfalls »die Facettenaugen der Soldaten auswendig freilich nicht zu sehen, aber sie sind jedoch vorhanden, wenn schon sie sehr rudimentär sind. Sie liegen hinter den Antennengruben. Ihre Nerven sind sehr schwach entwickelt, und es ist wohl fraglich, ob sie überhaupt funktionieren können«. Meist aber fehlen die Augen ganz »und deshalb sind die Sehganglien vollständig verschwunden. Man kann von denselben keine Spur entdecken, obwohl ein sehr dünner n. opticus meist noch vor-

handen ist. Dieser fungiert aber als Hautnerv. Infolge des Fehlens der Sehganglien sind die Seiten des Protocerebrums beinahe kreisrund«.

Eigene Untersuchungen.

Untersucht wurden:

Hodotermes vagans Hag. (Persia meridion.):	Arbeiter, Soldat.
Termes cingulatus Burm. (Paraguay):	Männchen geflügelt, Weibchen geflügelt.
Termes cumulans Koll. (Paraguay):	Männchen geflügelt, Weibchen geflügelt, Soldat, Nasutus, Nymphen in verschiedenen Entwicklungsstadien.
Termes dives Hag. (Borneo):	Imago geflügelt, Arbeiter, großer Soldat, kleiner Soldat, Larve ohne Flügelscheiden, Nymphen in verschiedenen Stadien der Entwicklung.
Termes lucifugus Rossi (Dalmatien):	Arbeiter.
Termes bellicosus Smeathm. (Ostafrika):	Königin.

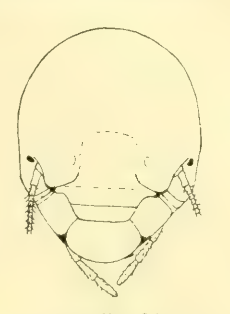
Hodotermes vagans Hag.

Arbeiter und Soldat. Der Aufbau der Augen bei den Arbeitern und Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag. ist im wesentlichen der gleiche und es erübrigt sich daher eine getrennte Beschreibung.

Während bei den höheren Termiten nur den Fortpflanzungstieren Augen zukommen, Arbeiter und Soldaten dagegen sich in der Regel durch absolute Augenlosigkeit auszeichnen, sind bei den Prototermitiden, zu denen *Hodotermes vagans* Hag. gehört, durchweg deutliche schwarzpigmentierte Facettenaugen vorhanden. Überhaupt ähneln Arbeiter und Soldaten — ein Kennzeichen ihrer niederen Stellung — in ihrem ganzen Habitus noch sehr den Imagines im Gegensatz zu den Meso- und Metatermitiden, wo sich im Laufe der weiteren Entwicklung

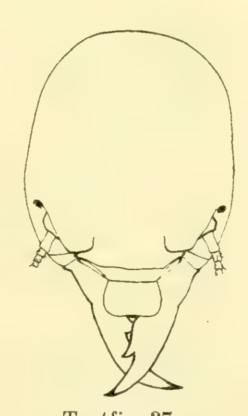
auffällige Unterschiede ergeben haben. Es war mir daher sehr angenehm, durch die Sammlung des hiesigen zoologischen Instituts in die Lage gesetzt zu sein, auch die Augen dieser primitiven Arbeiter- und Soldatenformen in meine Untersuchungen einschließen zu können.

Im Verhältnis zur Größe des Kopfes und mit den Augen der Geflügelten verglichen sind die Facettenaugen der Arbeiter und Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag. winzig zu nennen. Sie liegen (Textfig. 36 und 37) am hinteren Rand der Fühlergrube. Sie sind flach und gehen ohne scharfe Grenze in die übrige Chitinbedeckung des Kopfes über. Da sie aus nur etwa 30 Facetten bestehen, ist natürlich ein deutliches Sehen ausgeschlossen.



Textfig. 36.
Kopf des Arbeiters von *Hodotermes vagans* Hag.

Die geringe Größe der Facettenaugen läßt vermuten, daß hier funktionslose, zur Lichtperzeption untaugliche Organe vorliegen. Durch die mikroskopische Untersuchung wird dies voll und ganz bestätigt. Wenn daher DESNEUX den Soldaten der Gattung *Hodotermes* Hag. »sehr gut ausgebildete« Facettenaugen zuschreibt, so dürfte dies für *Hodotermes vagans* Hag. wenigstens nicht zutreffen. Auch die Annahme ESCHERICHS (1909) »entsprechend dem Besitz von gut ausgebildeten Augen führen manche — im Gegensatz zu fast allen übrigen Termiten — ein freies Lichtleben, indem sie bei Tage in großen Zügen ausziehen, um Blattstücke usw. einzuschleppen« halte ich nicht für richtig. Schon daß nur manche von ihnen am Tage außerhalb des Nestes angetroffen werden, anderseits auch augenlose Termiten wie *Termes Lilljeborgi* Sjöst., *Eutermes monoceros* Koen. (BUGNION 1909) u. a. tagsüber Streifzüge unternehmen, spricht — ganz abgesehen von der geringen Entwicklung der Sehorgane — dagegen, das Vorhandensein von Facettenaugen in diesem Falle mit dem Lichtleben in Verbindung zu bringen. Das Vorkommen der Augen bei *Hodotermes* Hag. ist weiter nichts als ein primitiver Charakter.



Textfig. 37.
Kopf des Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag.

Beim Arbeiter fallen bei der Betrachtung mit der Lupe medial von den Facettenaugen, mehr nach vorn zu gelegen, zwei scharf um-

randete, ovale helle Flecke auf; die Ocellenrudimente, wie sich bei der Untersuchung der Schnitte herausstellt. Sie stehen noch durch einen Nervenstrang mit dem Gehirn in Verbindung. Das Chitin ist über dieser Stelle sehr dünn, nicht wie sonst verdickt und zu einer Linse umgebildet. Von der Verdünnung wird nur die lamellöse Innenschicht der Cuticula betroffen, die äußere Secretcuticula hat normale Stärke. Beim Soldat war zwar äußerlich von Punktaugen nichts zu sehen, doch ließen sich auf Schnitten Spuren nachweisen. Wie bei den Ocellen schien mir auch bei den Facettenaugen der Soldaten die Reduktion etwas weiter vorgeschritten zu sein als beim Arbeiter.

Aus der deutlichen Felderung der Hornhaut geht hervor, daß die Termiten »multicorneale Facettenaugen« besitzen, wo jedem Omma eine eigene Linse zukommt. Ich betone dies hier, da die gleichfalls zu den Corrodentien gehörigen Mallophagen — wie verschiedene Ringelkrebse — nach ENDERLEIN (1903) »unicorneale Facettenaugen« haben, die zwar aus zahlreichen Ommatidien, aber nur einer einzigen, facettenlosen Cornea zusammengesetzt sind.



Textfig. 38.
Cuticula und Cornea von *Hodotermes vagans* Hag. Arbeiter.

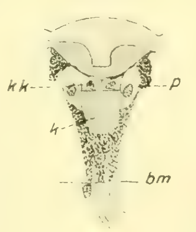
Über den Facettenaugen der Arbeiter und Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag. ist wie über den rudimentären Ocellen das Chitin auffallend stark verdünnt (Textfig. 38). Von keinem andern Arthropoden ist mir ein derartig extremes Verhalten bekannt, gewöhnlich hat die Cornea die gleiche Dicke wie die Chitincuticula der Haut. An der Cornea haben wir zwei Schichten zu unterscheiden. Auch hier ist nur die lamellöse, dunklere Innenschicht verdünnt, die hellere, homogene Außenschicht hat dieselbe Stärke wie die des umgebenden Integuments. Die letztere, die »Secretcuticula« springt in den einzelnen Facetten gegen die Innenschicht zapfenartig vor. Dieser Zapfen ist der Abguß der durch Kristallzellen und Hauptpigmentzellen gebildeten Matrize. Nach der Häutung erhärtet, wird er durch die nach und nach entstehende quergestreifte proximale Chitinschicht abgehoben. So entsteht nicht nur dieses merkwürdige Gebilde, sondern allgemein die innere Wölbung der distalen Corneaschicht.

Die Facetten sind beiderseits convex gewölbt, nach innen etwas stärker als nach außen. Trotz ihres unterirdischen Lebens und der

minierenden Tätigkeit ist bei den Termiten überhaupt die äußere Facettenwölbung oft sehr bedeutend, auch bei *Forficula auricularia* L. und andern gleichfalls unter der Rinde, unter Steinen und ähnlichen versteckten Orten lebenden Insekten ließ sich dies beobachten. Anderseits waren die Facetten z. B. bei Acridiern und Locustiden, typisch freilebenden Formen, außen fast eben. Ich hebe dies nochmals hervor, da flache Facetten oft kritiklos auf die zufällig damit zusammenfallende subterrane oder sonstwie verborgene Lebensweise des Trägers zurückgeführt werden. Schon die Kleinheit der Elemente spricht gegen eine solche Annahme.

Längsschnitte durch das Auge der *Hodotermes vagans*-Arbeiter und -Soldaten lassen nur im Augencentrum eine deutliche Differenzierung in Ommen erkennen. Die randständigen Ommatidien machen einen rudimentären Eindruck und gehen ohne scharfe Grenze in reichpigmentierte verlängerte Hypodermiszellen über.

Beim Studium der einzelnen Augenkeile (Textfig. 39), die merkwürdig kurz und breit gebaut sind, fällt das Überwiegen des Kristallkegels auf. Er beansprucht reichlich die Hälfte der Ommalänge. An die Linse schließen sich distal vier Zellen mit hellem Plasma an (Textfig. 39 *kk*), es sind die Kristallzellen mit den SEMPERschen Kernen. Nach innen scheiden sie den chitinösen Kristallkegel aus (Textfig. 39 *k*). Dieser ist im Verhältnis zur Größe des ganzen Ommas auffallend breit und groß und reicht fast bis zur Basalmembran. Eine Teilung in vier Abschnitte konnte ich nicht bemerken.



Textfig. 39.
Hodotermes vagans Hag.
Ommatidium aus dem Auge eines Arbeiters.
Oc. 1, Obj. 7.

Die Facettenaugen der Termiten sind demnach, da echte Kristallkegel ausgebildet sind, dem euconen Typus GRENACHERS zuzurechnen. Auch die nahe verwandten Embiiden, gleichfalls Isopteren, besitzen nach GRASSI und SANDIAS (1896) eucone Facettenaugen[1].

Lateral von den Kristallzellen lassen sich die zwei Hauptpigmentzellen (*P*) nachweisen. Distal liegen sie der Cornea an und ziehen sich proximal an den Seiten des Kristallkegels herab. Sie führen einen hellen pigmentlosen protoplasmatischen Inhalt und heben sich deutlich von den Retinula- und Irispigmentzellen ab. Ihre Kerne liegen fast in

[1] REDIKORZEW, W., Das Auge von *Embia taurica* Kusn. Revue Russe, Ent. Vol. VII. 1907 war mir nicht zugänglich.

gleicher Höhe mit den SEMPERschen Kernen. Zahl und Anordnung der Nebenpigmentzellen, die die Lücken zwischen den einzelnen Ommatidien ausfüllen, und deren Kerne dicht unter der Cornea liegen, war nicht festzustellen.

Während demnach der distale Abschnitt des Auges ziemlich gut ausgebildet ist, macht der lichtperzipierende proximale Teil einen ganz unfertigen Eindruck. Abgesehen von ihrer geringen Länge, läßt die retinale Schicht, in die sich die Kristallkegel tief einsenken, auf Querschnitten nur sehr undeutlich eine rosettenartige Anordnung erkennen. Bei der Kleinheit der Zellen und dem Reichtum des Auges an einem äußerst resistenten Pigment konnte weder auf Quer- noch auf Längsschnitten ihre genaue Zahl ermittelt werden. Rhabdome waren nicht zu entdecken.

Proximal wird das Auge von der Basalmembran (*bm*) begrenzt, die von den ins Innere des Auges eintretenden Nervensträngen durchsetzt wird.

Da der optische ganglionäre Apparat in direktem Verhältnis zur Größe der Facettenaugen steht, liegt die Vermutung nahe, daß die Verkleinerung der Facettenaugen mit einer entsprechenden Reduktion der Sehganglien verbunden ist. In der Tat sind Augenganglien und Nervus opticus (Textfig. 40) wenig entwickelt.

Textfig. 40.
Hodotermes vagans Hag. Querschnitt durch das Gehirn eines Soldaten. Oc. 1, Obj. A.

Wenn ich bisher die Augen der Arbeiter und Soldaten von *Hodotermes vagans* Hag. reduziert nannte, so folgte ich dabei der üblichen Bezeichnung wider meine Überzeugung. Jedoch bedurfte ich erst eines gewissen Untergrundes, bevor ich meine gegenteilige Ansicht äußern konnte und behielt daher die alte Benennung vor der Hand bei. Meiner Meinung nach sind die Facettenaugen dieser primitiven Arbeiter- und Soldatenformen, überhaupt die Augenspuren, die ich, wie ich gleich bemerken will, bei den Arbeitern und Soldaten sämtlicher von mir untersuchten Termiten nachweisen konnte, nicht wie allgemein von HOLMGREN, ESCHERICH u. a. angenommen wird, reduzierte, rückgebildete, sondern in ihrer Entwicklung stehengebliebene Sehorgane.

Beim Studium der Facettenaugen der *Hodotermes*-Arbeiter und -Soldaten fiel mir auf, daß sie in vielen Punkten mit den Augen der von mir bearbeiteten Nymphen, Jugendformen der Geschlechtstiere, übereinstimmen. Auch bei den Nymphen mit kurzen Flügelscheiden sind — wie später ausführlich dargelegt werden wird — um nur das Wesentlichste herauszugreifen, die Augen flach, facettenarm und nicht scharf vom Kopf abgesetzt. Auch bei ihnen hat erst in der Mitte des Auges eine Umbildung der Hypodermiszellen in Ommatidien stattgefunden, und die retinale Schicht bleibt gleichfalls in ihrer Entwicklung weit hinter der dioptrischen zurück. Wie bei den Locustidenlarven sind selbst bei genauester Beobachtung und mit der stärksten Vergrößerung Rhabdome nicht aufzufinden. Im reduzierten Facettenauge von *Myrmecophila acervorum* Panz. sind dagegen nach SCHIMMER (1909) die Kristallkegel völlig geschwunden, die lichtperzipierenden Elemente aber wohlerhalten. Außerdem liegen bei *Hodotermes vagans* Hag., wie wir sahen, bei Arbeitern und Soldaten die Hauptpigmentzellen mit ihren Kernen wie bei den Larven der Laubheuschrecken dicht unter der Cornea, während sie im Imaginalstadium auch bei den Termiten lateral der Spitze des Kristallkegels anliegen. Fügen wir hierzu noch die Resultate HERBSTS (1899) über die Regeneration von Crustaceenaugen, nach denen bei den Regeneraten »besonders der distale Teil des Auges, die Kristallkegelschicht, ausgebildet war, während der Retinaabschnitt in der Entwicklung zurück war und vor allen Dingen der Rhabdome noch vollkommen entbehrte, obwohl die Retinulazellen von dem charakteristischen Aussehen des normalen Auges bereits vorhanden waren«, so kommen wir, da die Regeneration der Augen nach STEELE im ganzen mit ihrer Ontogenese übereinstimmt, zu dem Schluß, daß die Facettenaugen der Arbeiter und Soldaten der Termiten nicht reduzierte, verkümmerte, sondern unfertige, in der Entwicklung stehengebliebene Sehorgane darstellen. Das Gleiche gilt für die Punktaugen. Arbeiter und Soldaten sind ja überhaupt »nicht ausgereifte, in ihrer Entwicklung gehemmte und definitiv fixierte Jugendstadien« (ESCHERICH 1909).

Die Augenlosigkeit der Termitenarbeiter und -soldaten, die sich in der Regel nicht fortpflanzen, ist keine Anpassung negativer Art. Die Keimplasma- und Vererbungstheorie WEISMANN's, daß im Keimplasma der Termiten außer männlichen und weiblichen Iden auch besondere Iden der Arbeiter und Soldaten enthalten sind, deren Augen- und Flügeldeterminanten in irgendwelchem Grade verkümmert sind, haben wir zu ihrer Erklärung nicht nötig. Übrigens sei bemerkt,

daß ich sie auch sonst (Instinkt s. u.) für die Neutra der Termiten für überflüssig halte. Die gewaltige Entwicklung der Mandibeln bei den normalen Soldaten, der Stirndrüse bei den Nasuti sind wahrscheinlich Überschußbildungen — bei der Arbeiter- und Soldatenkaste kommen materielle Leistungen für die Fortpflanzung völlig in Wegfall — wie die sekundären Geschlechtsmerkmale bei den Männchen vieler Insekten, die wohl kaum durch sexuelle Selektion ihre Erklärung finden dürften.

Daß wir es hier nur mit an der Weiterentwicklung gehinderten Augenanlagen, einem Kleinbleiben der Augen zu tun haben, dafür spricht auch das Verhalten der Neotenen oder Ersatzgeschlechtstiere. Bei Verlust des Königspaares können unter anderm auch Arbeiter und Soldaten zum Ersatz herangezogen werden. Bei diesen neotenischen Geschlechtstieren, den ergatoiden Individuen, wie sie Silvestri nennt, wird die Entwicklung wieder aufgenommen, die Genitalorgane bilden sich weiter aus, ebenso die Anlagen der Augen und Flügel, es treten kleine Facettenaugen und Flügelstummel auf.

Die Entwicklung, die das Facettenauge während der Epimorphose des Geschlechtsindividuums durchmacht, findet somit bei den Arbeitern, bzw. Soldaten ihr Gegenstück. Von den eben besprochenen Augen der Arbeiter und Soldaten der ältesten Termiten finden sich alle Übergänge bis zur linsenförmigen Augenanlage und einfachen Sinnesplatte bei den Neutra der jüngsten, d. h. am höchsten stehenden Termitenformen. Wahrscheinlich tritt die Differenzierung in Fortpflanzungstiere und Arbeiter (bzw. Soldaten) bei den Prototermitiden im allgemeinen auf einem höheren Larvenstadium ein oder die Entwickelung der letzteren wird erst später eingestellt als bei den Meso- und Metatermitiden. Vielleicht erklärt sich auf ähnliche Weise das Vorkommen von Augenspuren bei dieser und jener höheren Termite in der Arbeiter- und Soldatenkaste; und ist daher nicht mit dem Lichtleben in Zusammenhang zu bringen. Leider kann ich hierüber nur Vermutungen aufstellen, da unsere Kenntnisse über die postembryonale Entwicklung der Termiten bisher noch sehr lückenhaft sind.

Termes cingulatus Burm.

Geflügelte Imago. Untersucht wurden mehrere geflügelte Männchen und Weibchen. Da jedoch die Ausbildung der Facettenaugen bei beiden die gleiche ist, kann von einer getrennten Beschreibung abgesehen werden. Das Gesagte gilt — auch bei den andern bearbeiteten Termiten — stets für beide Geschlechter.

Die Männchen schwärmender sozialer Insekten wie Bienen und Ameisen, besitzen größere Augen und Fühler als die zugehörigen Weibchen. Besonders schön kommt dies bei dem lateralen Hermaphroditen von *Azteca instabilis* Sm. zum Ausdruck, der rechts die männlichen, links die weiblichen Charaktere trägt. Ich glaubte daher anfangs, daß ich auch bei den Termiten auf einen derartigen geschlechtlichen Dimorphismus stoßen würde. Männchen und Weibchen besitzen aber, wie sich im Laufe der Untersuchungen herausstellte, gleich große Facettenaugen. In der Wölbung, in der Zahl der Ommen wie im feineren Bau ließen sich Unterschiede nicht auffinden. Der Grund hierfür war nach genauerer Kenntnis der Termitenbiologie leicht einzusehen.

»Noch während des ‚Schwärmens' in der Luft findet bei vielen Ameisen die Befruchtung statt. Die Männchen stürzen sich auf die Weibchen und klammern sich an ihnen fest . . .« (Escherich 1906). Bei den Termiten dagegen ist das Schwärmen kein »Hochzeitsflug« wie bei den Formiciden. Die Begattung wird nicht in der Luft vollzogen. Ganz abgesehen davon, daß bei der Art und Weise wie die Copula erfolgt, eine Befruchtung während des Schwärmens nach Escherich (1909) ausgeschlossen ist — schon Müller (1873) hält »bei dem dürftigen Flugvermögen der Termiten und bei dem Mangel von Begattungswerkzeugen die Begattung in der Luft für geradezu unmöglich« — kann aus einem andern triftigen Grund die Copula während des Fluges nicht ausgeführt werden. Wenn die Geflügelten den heimatlichen Bau verlassen, sind sie »noch weit von der Geschlechtsreife entfernt«. Wieder zu Boden gefallen, feiern Männchen und Weibchen nur Verlobung, wie es Müller (1873) treffend bezeichnet, erst nach oft monatelanger »Brautzeit«, wenn die Sexualdrüsen ihre volle Reife erlangt haben, erfolgt im Nest die geschlechtliche Vereinigung.

Hoden und Eierstöcke sind also zur Zeit des Ausschwärmens noch völlig unentwickelt, bisweilen kaum zu sehen. Der Flug der Weibchen ist daher nicht wie bei Ameisen, Bienen und andern Insekten infolge der größern Belastung des Abdomens durch enorme Ausbildung der Ovarien schwerfälliger und langsamer als der der Männchen. Beide Geschlechter sind sich überhaupt zur Zeit der Luftreise sehr ähnlich und nur schwer zu unterscheiden. Die Männchen sind nicht rascher und beweglicher, so ist es auch nicht zu einer verschiedenen Ausbildung der Facettenaugen wie bei andern Insekten gekommen.

Wie bei den Ameisen beginnt auch bei den Termiten nach Müller (1873) »zum Teil schon während des Fluges die Jagd der Männchen nach einer Genossin«. Ich erwähne es, da dies wieder zeigt, daß größere

Facettenaugen bei Drohne und Ameisenmännchen z. B., sekundäre Geschlechtsmerkmale, nicht etwa im Kampf um den Besitz der Weibchen entstanden sind, sondern ihre einfache Erklärung in der leichteren und schnelleren Beweglichkeit der Männchen finden.

Bei *Termes cingulatus* Burm. konstatierte ich zwar insofern eine Verschiedenheit, als die Facettenaugen der Männchen schwarz, die der Weibchen braun waren. Dies ist jedoch meiner Meinung nach nicht als sexueller Dimorphismus im eigentlichen Sinne aufzufassen, eine Deutung in dieser Richtung dürfte zum mindesten schwierig und sehr gewaltsam sein. Die Ursache dieser verschiedenen Augenfärbung ist folgende.

Beide Geschlechter wurden von Dr. Jordan in ein und demselben Termitennest gleichzeitig gefunden. Nun geht bei den Ameisen die Entwicklung der Männchen schneller vor sich als die der Weibchen, eine unter den Insekten nicht gerade vereinzelt dastehende Erscheinung. Sie verlassen daher schon vor den Weibchen das Heimatnest, falls sie nicht von den Arbeitern zurückgehalten werden. Wenigstens sehe ich hierin, in der früheren Verwandlung der Männchen die Erklärung für das getrennte Ausziehen von Männchen und Weibchen, nicht wie Loeb (1890) in der geringeren heliotropischen Reizbarkeit der Weibchen. Auch bei manchen Termiten schwärmen Männchen und Weibchen nicht zur selben Zeit. Escherich (1909) schreibt nämlich, »während die einen Autoren, wie Grassi, Silvestri usw. die beiden Geschlechter getrennt voneinander ausschwärmen lassen, soll nach andern diese Trennung von Männchen und Weibchen nicht existieren. Wenn man das verschiedene Verhalten der Ameisen in dieser Beziehung berücksichtigt, so ist es sehr wohl möglich, daß beide Anschauungen zutreffend sind, d. h. daß sich eben die verschiedenen Termiten darin ungleich verhalten«. Es liegt der Schluß nahe, daß die verschiedene Färbung der Augen bei Männchen und Weibchen von *Termes cingulatus* Burm., die sonst völlig rätselhaft bliebe, in der späteren Verwandlung der Weibchen begründet liegt. Wir dürfen annehmen, daß das Pigment, das während der Häutung verschwindet, ich erinnere an die Ausführungen über die Pigmentlosigkeit des Facettenauges der frischgehäuteten Larve von *Forficula auricularia* L., bei den Weibchen noch nicht wieder völlig gebildet worden ist, und hierdurch die hellere Farbe des Auges bedingt wird.

Nach diesen Betrachtungen allgemeinerer Art wende ich mich nunmehr der histologischen Beschreibung des Imagoauges von *Termes cingulatus* Burm. zu.

Über den runden, trotz des hypogäen Lebens stark gewölbten Facettenaugen ist das Chitin ein wenig verdünnt. Am Augenrande springt es nach dem Kopfinnern zu leistenartig vor, eine bei hemimetabolen Insekten häufig zu beobachtende Einrichtung, »welche die Einzelaugen stützt und in ihrer Lage erhält« (CARRIÈRE 1885). Die Corneafacetten (s. Textfig. 41), nach außen stärker gewölbt als nach innen, sind deutlich dreischichtig. Von den drei Schichten ist die äußere convex-konkav, stark lichtbrechend und homogen. Sie erscheint gelblich wie die äußere, ältere Chitinlage der Cuticula. JOHNAS (1911) gibt eine derartig gelbe Zone auch von *Hepialus sylvanus* an. Die mittlere ist schwach gefärbt und läßt senkrecht zur Oberfläche eine feine Querstreifung erkennen. Die glashelle Innenschicht färbt sich wie die äußere nicht mit Hämalaun und erscheint gleichfalls homogen. Dreischichtig ist die Cornea, wenn auch in etwas andrer Weise, auch bei *Termes cumulans* Koll., ebenso u. a. bei *Myrmecophila acervorum* Panz., es ist also nicht auf die Termiten beschränkt. Welchen Faktoren die Dreischichtigkeit der Hornhaut ihre Entstehung verdankt, war mir leider nicht möglich nachzuweisen. Nur eine genaue Untersuchung der einzelnen Phasen der Neubildung vor und nach der Häutung dürfte darüber Aufschluß geben. Soviel ist sicher, es ist kein der Cornea eigentümliches Verhalten. Die Cuticula der Insekten überhaupt zeigt nicht selten einen Aufbau aus drei Schichten, abgesehen von der lamellösen Struktur der Innenschicht, die sich durch verschiedenes Tinktionsvermögen voneinander abheben. Die Cornea ist ja ihrer Natur nach dasselbe wie die umgebende Epidermis.



Textfig. 41.

Termes cingulatus Burm. ♀. Längsschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums. Oc. 4, Obj. 7.

Der dioptrische Apparat der einzelnen Ommatidien besteht weiterhin aus den vier Kristallzellen. Sie schließen sich der inneren Corneawölbung eng an. Ihre Kerne, die SEMPERschen Kerne, liegen an den Seiten der Kegelbasis. Der Kristallkegel (s. Textfig. 41) ist, da sehr weich, meist stark geschrumpft. Nur selten tritt auf Querschnitten seine Zusammensetzung aus vier Teilstücken deutlicher hervor. Am proximalen Ende ist er plan abgestutzt, distal mehr oder weniger in eine Spitze ausgezogen; der positive Abdruck des von den Kristallzellen gebildeten Negativs. In der Figur, die einen Schnitt durch den diop-

trischen Apparat eines Ommatidiums von *Termes cingulatus* Burm. ♀ darstellt, kommt dies nicht sehr scharf zum Ausdruck.

Der Kristallkegel wird von den beiden Hauptpigmentzellen becherförmig umgeben. Ihre Kerne liegen dem proximalen Kristallkegelende an, wo das Pigment besonders dicht gehäuft ist. Außer durch die Hauptpigmentzellen werden die einzelnen Facettenglieder noch durch Nebenpigmentzellen, Pigmentzellen zweiter Ordnung, optisch isoliert. Ein eigener Kranz von Nebenpigmentzellen ist nicht ausgebildet. Etwa neun liegen um jedes Omma und gehören zum Teil benachbarten Ommatidien gemeinsam an. Zellgrenzen sind auf einigen Querschnitten gut zu erkennen. Ihre Kerne liegen ein wenig proximal von den Kernen der kristallogenen Zellen.

Was den lichtperzipierenden Teil des Facettenauges anbelangt, so vermag ich darüber leider nur wenig zu sagen, da sich das mir zur Verfügung stehende Material in einem für feinere mikroskopische Untersuchungen ungeeigneten Zustand befand.

Nach der Ausbildung der Retinula und des Rhabdoms gehört das Komplexauge der Termiten zu der Modifikation — Grenacher (1879) unterscheidet im ganzen vier Hauptformen der Retinula —, bei welcher »die Stäbchensäume sämtlicher Zellen der Retinula zu einem axialen, anscheinend einfachen Strang (dem Rhabdom) verschmelzen, an dem man zuweilen auf Querschnitten noch Spuren der Trennungslinien nachweisen kann. Häufig fehlen auch diese und man ist dann auf die Zählung der Zellen angewiesen, die auf Querschnitten rosettenartig um den axialen Strang angeordnet sind«.

Das Rhabdom ist distal eben abgeschnitten und schließt sich direkt an das plan abgestutzte proximale Kristallkegelende an. Proximalwärts nur wenig an Stärke abnehmend, zieht es sich bis zur Basalmembran hin. Da außer den Haupt- und Nebenpigmentzellen auch die Retinulazellen reichlich Pigment führen, so »wird ein Rhabdom nur von solchen Strahlen getroffen, die durch die diesem zugehörigen Corneafacetten gegangen sind« (Demoll 1910). Wir haben es demnach bei den Termiten mit typischen Appositionsaugen zu tun, wie sie nach Demoll die »ausschließlich am Tage fliegenden Insekten« besitzen, nicht mit Superpositionsaugen, bei denen es mehr auf die Ausnutzung der Lichtintensität als auf Formenrezeption ankommt, die bei den meisten Crustaceen und nachts fliegenden Insekten angetroffen werden. Ein Hinweis, daß die Komplexaugen der Termiten nur beim Schwärmen in Funktion treten, nicht aber während des Lebens im nächtlichen Dunkel des Nestes. Auch die geringe Größe der Cornealinsen

sowie die Kürze der Kristallkegel spricht dafür, daß es keine Dämmerungsaugen sind.

Eine Querstreifung des Rhabdoms war selbst bei Anwendung stärkster Systeme nicht wahrzunehmen, was ich der mir unbekannten Konservierung der Objekte zuschreibe. Auch über Zahl und Anordnung der Retinulazellen konnte ich selbst mit Benutzung des Apochromaten weder auf Quer- noch auf Längsschnitten genaue Aufklärung erhalten. Queransichten ergaben zwar rosettenförmige Bilder, Zellgrenzen waren aber nicht sichtbar. Da am Rhabdom eine Zusammensetzung aus Rhabdomeren nicht zu sehen war, war auch von dieser Seite kein Aufschluß über die Zahl der Retinulaelemente zu bekommen. Ebenso führte eine Zählung ihrer Kerne, die in verschiedener Höhe liegen und im Gegensatz zu den kleineren runden Kernen der Nebenpigmentzellen länglich oval sind, zu keinem einwandfreien Resultat.

Termes cumulans Koll.

Geflügelte Imago. Die runden, seitlich vorspringenden Facettenaugen der geflügelten Männchen und Weibchen von *Termes cumulans* Koll. zeigen, von kleineren Differenzen abgesehen, im großen und ganzen die gleichen Bauverhältnisse wie die eben beschriebenen Augen der Geflügelten von *Termes cingulatus* Burm. Die Komplexaugen der Termiten oder weißen Ameisen sind überhaupt, wie sich im Laufe der Untersuchungen herausstellte, sehr einförmig gebaut. Da jedoch bisher eingehende Arbeiten über die Augen dieser in mehr als einer Beziehung höchst interessanten Insektenfamilie fehlen, halte ich schon aus diesem Grunde eine ausführliche Darlegung der von mir untersuchten Imagoaugen nicht für unangebracht, noch dazu, wo ich bei der Schilderung der bei den Arbeitern und Soldaten auftretenden Augenanlagen sowie der Sehorgane der verschiedenen mit Flügelscheiden versehenen Jugendstadien vergleichsweise auf die Augen der ausgewachsenen Individuen bezug zu nehmen habe.

Ganz im Gegensatz zu *Termes cingulatus* Burm. bleibt die äußere Wölbung der Corneafacetten bei *Termes cumulans* Koll. weit hinter der inneren zurück. Trotz gleichartigster Lebensbedingungen verhalten sich hierin, wie gesagt, selbst nah verwandte Insekten ganz verschieden.

Die Cornea setzt sich aus drei scharf voneinander getrennten Lagen zusammen. Die plankonvexe, sich mit Hämatoxylin-Molybdänsäure intensiv färbende Außenschicht ist dadurch merkwürdig, daß sie nicht kontinuierlich in die der benachbarten Cornealinsen übergeht. Auch

bei *Myrmecophila acervorum* Panz. fand Schimmer (1909) eine Schicht, »die den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Ommen nicht folgt«; nur war es hier die mittlere der drei Corneaschichten. Auf diese plankonvexe Schicht folgen zwei konkav-konvexe, schalenförmig ineinandergreifende Schichten; die dicke Mittelschicht ist schwach gefärbt, die viel dünnere Innenschicht färbt sich nicht.

Zwischen distaler Corneawölbung und Kristallkegel finden sich die Semperschen Kerne. Die Kerne der Kristallzellen liegen der Vorderfläche des Kegels seitlich auf. Da älteres, längere Zeit in Alkohol konserviertes Material vorliegt, weisen die kurzen Kristallkegel ihrer gallertartigen Beschaffenheit wegen bedeutende Schrumpfungen auf. Dies war insofern günstig, als ich hierdurch Aufschluß über die Entstehung des Kristallkegels erhielt. Wie bei manchen Orthopteren waren auch hier zwischen den einzelnen, infolge der Schrumpfung auseinandergewichenen Kegelsegmenten auf Längs- wie auf Querschnitten die Membranen der Semperschen Zellen als feine Fäden deutlich nachzuweisen.

Claparède (1860), der erste, der in die bis dahin noch völlig unberücksichtigt gebliebene Entwicklung der Komplexaugen einzudringen suchte, kommt bei seinen Untersuchungen über die Genese des Kristallkegels zu keinem befriedigenden Resultat. Nach Konstatierung der Tatsache, »daß alle Kristallkörper in den facettierten Augen der Arthropoden in vier Teilstücke zerfallen«, fährt er fort: »Es fragt sich nun, wie und wo diese vier Kristallkörpersegmente erzeugt werden. Wird ein jedes derselben innerhalb der entsprechenden Zelle gebildet oder entsteht es vielleicht als äußere Ablagerung auf der Außenseite der Zellwand? Ich habe mir viel Mühe gegeben, um diese Frage mit Sicherheit entscheiden zu können, bin aber zu keinem bestimmten Schlusse gelangt. Das Letztere schien mir das Wahrscheinlichere zu sein.«

Nach meinen Befunden sind jedoch die Kristallkegel nicht nur wie Johansen (1893) meint »ursprünglich innere Ausscheidungen der Semperschen Zellen« — auch nach Grenacher (1879) »erscheint jedes Segment ursprünglich im Innern der zugehörigen Zelle«, sondern es bleiben vielmehr die einzelnen Kegelsegmente dauernd von der Membran der Mutterzellen umgeben und sind dadurch auch im Imagoauge streng von einander geschieden.

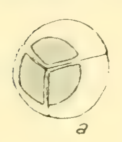
Niemals kann, wie Claparède (1860) meint, »durch Vergrößerung und allmähliche Koaleszenz dieser vier Kügelchen später der einzige Kristallkörper entstehen, an dem beim Imagozustande nicht einmal eine Spur dieses vierfachen Ursprungs zu erkennen ist«.

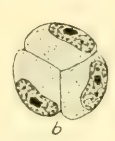
Aus diesen histologischen Befunden, wonach den einzelnen Segmenten aller echten Kristallkegel ein membranöser Mantel zukommt, geht weiterhin zweifellos hervor, daß die sog. Kristallkegelhülle oder -scheide der Autoren nichts anderes als die periphere Wandung der vier Kristallzellen ist. Daß sie nur an manchen Augen beobachtet wurde, hat darin seinen Grund, daß in diesen Fällen die Kristallkegel klein, das Plasma der SEMPERschen Zellen daher nicht vollständig in die chitinige Kegelsubstanz umgewandelt war, so daß eine helle Plasmapartie zwischen Kegel und Zellwand die »Kegelscheide« deutlich hervortreten ließ. Oder der weiche Kristallkegel war geschrumpft und hob sich dadurch von der Zellhaut ab. Anderseits konnte sie an resistenten, das ganze Lumen der Zellen ausfüllenden Kristallkegeln, deren Oberfläche der umhüllenden Zellmembran eng angeschmiegt bleibt, nur zu leicht übersehen werden.

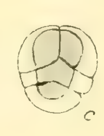
Eine ausführliche historisch-kritische Übersicht über die sog. Kristallkegelscheide zu geben, auf die als erster WAGNER (1835) aufmerksam machte und die er für die »wahre Ausbreitung des Sehnerven« hielt, dürfte wenig Zweck haben und soll daher unterbleiben. Nur soviel sei gesagt, daß man selbst noch in neuester Zeit die wahre Natur der »Kegelscheide« nicht erkannt hat. In seiner Arbeit »Das Facettenauge der Lepidopteren« (1911) schreibt JOHNAS S. 233: »Die Kristallkegel der Lepidopteren sind von einer zarten Hülle umgeben, die gleichfalls von den SEMPERschen Kernen ausgeschieden wird, in ihrem distalen Teil umschließt sie sie auch; bei einer ganzen Anzahl am Tage fliegender Formen, bei den Rhopaloceren, sowie wiederum bei den Zygäniden erfährt sie in ihrem distalen Teil eine Verdickung, die bisweilen so stark werden kann und sich so intensiv färbt, daß die SEMPERschen Kerne dem Auge des Beobachters verborgen bleiben können«. Daß die Kegelscheide bei den Tagfaltern besonders breit und auffällig ist, wo nach seinen eigenen Angaben »die Nachtfalter sich durch größere und resistentere Kristallkegel auszeichnen als die Tagfalter«, deren Kristallkegel meist klein und von gallertartiger Konsistenz sind, bedarf nach den vorangegangenen Erörterungen wohl keiner weiteren Erklärung. Beiläufig bemerkt halte ich seine weitere Annahme, daß die Kristallkegelhülle direkt in die Schaltzone HESSEs übergeht, nicht für richtig.

Querschnitte durch den Kristallkegel von *Termes cumulans* Koll. lassen in der Regel eine Zusammensetzung aus vier Segmenten erkennen. »In der Regel«, denn es wurden auch Ausnahmen beobachtet. Von den Crustaceen abgesehen, bei denen das Vorkommen zwei-, drei- und

fünfteiliger Kristallkegel schon lange bekannt ist, sind in den Facettenaugen der Insekten bisher nur bei *Vanessa urticae* L., dem kleinen Fuchs, von JOHANSEN (1893) fünf Kristallzellkerne in einem Omma entdeckt worden. »In Betreff der SEMPERschen Kerne muß ich noch erwähnen, daß ich zuweilen fünf auf Querschnitten unter einer Facette zählte. Ob mit dieser Anomalie auch eine Zusammensetzung des Kristallkegels in den betreffenden Ommatidien aus fünf Teilstücken verbunden ist, konnte nicht verfolgt werden«. Ich war in dieser Hinsicht bedeutend glücklicher. Wie schon erwähnt, fand ich bei der Schnarrheuschrecke, *Psophus stridulus L.*, ziemlich häufig fünf Kristallzellen, und zwar konnte ich mit Sicherheit in allen Fällen die entsprechende Fünfteiligkeit des Kristallkegels nachweisen. Auch bei *Termes dives* Hag., wo ebenfalls hin und wieder unter einer Cornealinse fünf SEMPERsche Zellen auftraten, vermochte ich mich mit Hilfe der Schnittserien von der Zusammensetzung des Kegels aus fünf Abschnitten zu überzeugen. Stets besteht nach meiner Erfahrung der Kristallkegel aus so viel Segmenten als Kegelzellen vorhanden sind, wie es auch gemäß der Kristallkegelgenese der Fall sein muß.







Textfig. 42.
Anomale Kristallkegel aus dem Auge von *Termes cumulans* Koll. ♀. Oc. 1, Obj. 7.

Daß sich bei Insekten auch ab und zu dreiteilige Kristallkegel und demzufolge nur drei SEMPERsche Zellen finden, lehren Fig. 42 *a* und *b*, die Querschnitte durch ein Ommatidium aus dem Auge von *Termes cumulans* Koll. ♀ in verschiedener Höhe darstellen.

Auch bei *Termes cumulans* Koll. besteht, wie bei den Termiten gewöhnlich, der auf Querschnitten kreisrunde Kristallkegel zum mindesten in seinem distalen Abschnitt nicht aus vier »kongruenten« Teilstücken, wie es z. B. JOHNAS (1911) für die Rhopaloceren angibt. Zwei sich gegenüber liegende und in einer Linie aneinanderstoßende Segmente fallen vielmehr, wie ich bei den Kristallkegeln der Orthopteren öfters zu beobachten Gelegenheit hatte, durch ihre Größe auf. Die beiden kleineren Segmente schieben sich keilförmig zwischen sie ein, so daß es nicht wie bei den Schmetterlingen zu einer Zusammensetzung aus »durch deutliche Linien voneinander getrennten Quadranten« kommt. Die Anordnung der Kegelsegmente kehrt bei den SEMPERschen Zellen regelmäßig wieder und umgekehrt, was nach ihrer Entstehung nicht weiter wundernehmen kann. Besonders schön zu sehen war dies

an dem in Textfig. 42 *c* im Querschnitt abgebildeten Kristallkegel eines Ommatidiums von *Termes cumulans* Koll., der auffällig vom normalen Typus abweicht und daher nicht unerwähnt bleiben soll.

Gegen seitlich einfallende Strahlen wird der distale lichtbrechende Apparat der Ommen von *Termes cumulans* Koll. vor allem durch die beiden den Kristallkegel urnenförmig umgebenden kurzen Hauptpigmentzellen geschützt. Ihre Kerne finden sich am proximalen Kegelpol. Außerdem gehören zu jedem Ommatidium noch eine Reihe Nebenpigmentzellen. Ihre Zahl ist größer als bei *Termes cingulatus* Burm., doch sind sie auch hier zum Teil benachbarten Ommen mit demselben Rechte zuzuzählen. Die länglichen Kerne liegen in der Höhe der Kegelspitze und nicht wie bei *Termes cingulatus* dicht unter der Cornea. Die Nebenpigmentzellen, die die Zwischenräume zwischen den einzelnen Ommatidien ausfüllen und dadurch im distalen Augenteil eine deutliche hexagonale Felderung hervorrufen, sind fadenförmig. Sie ähneln in ihrem Habitus ganz den langgestreckten pigmentierten Hypodermiszellen, in die die Facettenglieder am Augenrande übergehen und die nach Carrière (1886) »als Rest der Embryonalanlage zu betrachten sind«.

Auf Grund besserer Präparate war es mir möglich, über die Retinula dieser Art genaueren Aufschluß zu erhalten als bei den vorhergehenden. Da aber die Untersuchung des perzipierenden Ommenabschnittes zu keinem besonderen Ergebnis führte, die Retinula vielmehr ganz der Retinula des euconen Facettenauges entspricht, kann ich mich kurz fassen.

An der im Längsschnitt keulenförmigen Retinula fällt vor allem das im Verhältnis zu ihrer Gesamtausdehnung ungemein breite Rhabdom auf. Vorn plan abgestutzt erstreckt es sich, basalwärts nur wenig an Stärke abnehmend, im Centrum der Sehzellen bis zur Membrana fenestrata. Die Retinula verjüngt sich von vorn nach hinten gleichfalls nur in geringem Maße, so daß sie der Basalmembran ziemlich breit aufsitzt.

Zwischen Rhabdom und dem trotz langer Depigmentierung noch mit Pigment erfüllten dunklen Retinulaplasma hebt sich deutlich eine pigmentfreie Partie ab, die Schaltzone Hesses. Auf Querschnitten umgibt sie den runden Sehstab als heller Hof. Durch die Anwesenheit dieses sehr resistenten Pigments waren die Grenzen der Sehzellen nicht mit Sicherheit zu unterscheiden. Die Zusammensetzung des Rhabdoms aus Rhabdomeren ließ sich verschiedentlich wahrnehmen. Infolge der starken Färbung der Rhabdome mit Hämatoxylin-Molybdän-

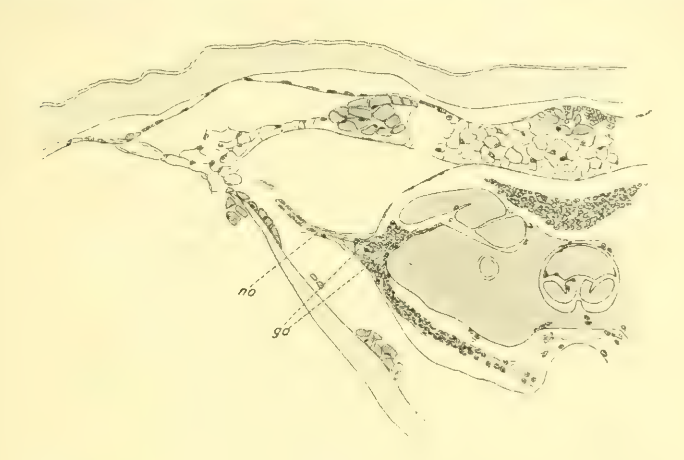
säure war die genaue Zahl der Segmente aber nicht festzustellen. Ebenso kann ich nicht mit voller Überzeugung behaupten, die Plättchenstruktur des Sehstabes gesehen zu haben. Die Kerne der Sehzellen werden nicht von einer Schnittebene gleichzeitig getroffen; die Mehrzahl liegt im distalen Ende, die übrigen proximal.

Der ganglionäre Apparat ähnelt ganz dem von *Termes cingulatus* Burm. Wie dort sind drei optische Ganglien vorhanden. Im Anschluß an Bedau (1911) unterscheide ich von der Membrana fenestrata ausgehend: Nervenbündelschicht — »Die Partie von der Basalmembran bis zur Ganglienzellkernschicht des peripheren oder ersten Opticusganglion ausschließlich« —, erstes, zweites und drittes Opticusganglion. Die Bezeichnung »Retinaganglion« für die Nervenbündelschicht, die Johnas (1911) von Schneider (1902) übernimmt, wende ich nicht an.

Die das Auge durch die Öffnungen der Basalmembran verlassenden Nervenfasern sind mit Pigment belegt. Sie ziehen ziemlich gesondert zum peripheren Ganglion opticum. Hier und da treten in der Nervenbündelschicht Tracheen auf; ein Eintritt in das Augeninnere war nicht zu bemerken. Das erste optische Ganglion hat nierenförmige Gestalt ,und zwar ist seine Konvexseite der Basalmembran zugekehrt. An seiner dem Zentralhirn gegenüberliegenden konkaven Seite treten die Nervenfasern wieder aus, um nach partieller Durchkreuzung in das weit größere zweite Ganglion einzudringen. Zwischen zweitem und drittem oder zentralem Ganglion findet abermals eine teilweise Nervenkreuzung statt, ein drittes Chiasma vor dem Übergang ins Centralhirn wurde dagegen nicht beobachtet. Weitere Einzelheiten wie Anordnung der Kernmassen u. dgl. sind aus der Abbildung (s. Taf. IV, Fig. 5) zu ersehen. Die Sehganglien werden zusammen mit dem Zentralhirn von einer Membran umgeben, an der sich hier und da längliche Kerne beobachten lassen.

Soldat. Am Kopf ließ sich selbst bei näherer Betrachtung mit der Doppellupe nicht die leiseste Andeutung von Facettenaugen erkennen. Es ist aber jederseits am Protocerebrum ein Opticus vorhanden, wie man an Frontalschnitten sehen kann (s. Textfig. 43 *no*). Er setzt sich mit seinem verbreiterten distalen Ende an eine modifizierte Partie der Hypodermis an. In der Längsrichtung wird er von feinen Fasern durchzogen, zwischen denen längliche Kerne auftreten. Proximal sind deutlich, wenn auch nur sehr kleine, Augenganglien wahrzunehmen. Aus meinen Beobachtungen geht mit unbedingter Sicherheit hervor, daß bei den von mir untersuchten Termitensoldaten stets optische Ganglien angelegt sind. Ich betone dies, da Holmgren

(1909) Augenganglien bei den Soldaten nicht gefunden haben will. »Die Soldaten sind ja blind und deshalb sind die Sehganglien vollständig



Textfig. 43.
Querschnitt durch das Gehirn eines Soldaten von *Termes cumulans* Koll.

verschwunden, obwohl ein sehr dünner n. opticus meist noch vorhanden ist. Infolge des Fehlens der Sehganglien sind die Seiten des Protocerebrums beinahe kreisrund.«

In Textfig. 44 ist der periphere Teil des Sehnerven stark vergrößert gezeichnet. Die Hypodermis ist leider gerade an der Ansatzstelle zu sehr mazeriert, um genaue Einzelheiten erkennen zu lassen. Nur so viel läßt sich feststellen, daß die für gewöhnlich einschichtige Hypodermis hier mehrere Kernlagen aufweist. Im Präparat erscheint sie daher spindelförmig.



Textfig. 44.
Termes cumulans Koll. Längsschnitt durch das distale Ende des Opticus eines Soldaten.

Nasutus. Äußerlich ist keine Spur von Augen zu sehen. Auf Schnitten vermochte ich jedoch, Augenganglien sowie einen dünnen Nervus opticus nachzuweisen. Letzterer tritt an ein

Hypodermisstück heran, das sich durch seinen Kernreichtum und größere Zellen vor der übrigen Hypodermis auszeichnet.

Der Nasutus — er stammt aus dem Zoologischen Museum unsres Institutes —, war als *Termes cumulans* Koll. determiniert. Da aber Escherich (1909) die Regel aufstellt, »daß bei einer Art gewöhnlich nur der eine der beiden Typen auftritt, also entweder nur ‚normale Soldaten' oder nur ‚Nasuti' vorhanden sind«, so dürfte hier der Fall vorliegen, »daß die beiden vermeintlich zusammengehörigen Soldatentypen zwei verschiedenen Arten entsprechen, die räumlich nahe beieinander wohnen«. Weil er nun einmal von Dr. Jordan mit *Termes cumulans* Koll. zusammengefunden wurde, habe ich ihn hier angeschlossen.

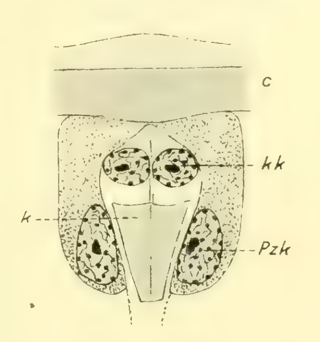
Nymphe. Lespès (1856) hat die äußerlich sichtbaren Vorgänge bei der Entstehung der Facettenaugen der langflügeligen Nymphen (»Nymphes de la première forme«) von *Termes lucifugus* Rossi genauer verfolgt. »Si l'on examine ces Insectes en hiver ou au premier printemps, on ne voit pas trace d'yeux. Mais plus tard on voit paraître, petit à petit, une tache brune au point que l'œil doit occuper. Cette tache très visible en avril soulève la peau, de sorte que l'Insecte paraît avoir des yeux noirs sur une tête blanche.« Auf den inneren Bau geht er nicht ein, nur von den Cerebralganglien bemerkt er: »Nous avons vu que, dans les larves, ils présentent la première trace des nerfs optiques, dont l'extrémité n'arrive pas à la surface de la tête. Ici, ils sont plus distincts et plus longs, surtout si on les examine dans les nymphes, dont les yeux sont presque complètement développés.«

Da meine wenigen Beobachtungen nicht ausreichen, die Ontogenese der Komplexaugen der Termiten völlig klarzulegen, sehe ich von einer genauen Beschreibung der verschiedenen untersuchten Augenstadien ab und beschränke mich auf einige allgemeine Andeutungen.

Da bisher keine Arbeit vorliegt, die sich mit der Entwicklung des Facettenauges der hemimetabolen Insekten befaßt, konnte die irrige, weit verbreitete Ansicht entstehen, daß Larvenaugen und Imagoaugen der hemimetabolen Insekten gleich sind.

Dieser Ansicht vermag ich mich nicht anzuschließen, wie ich schon gelegentlich der Besprechung der Larven von *Forficula* und *Locusta* ausgeführt habe. Bei den Termiten ist dies besonders deutlich wahrzunehmen, da ihre Larven nicht von vornherein Facettenaugen besitzen. An der Stelle, wo bei den Geflügelten die Augen liegen, finden wir nur eine lokale, sich durch ihren Kernreichtum auszeichnende Verdickung der Hypodermis, eine Augenanlage. Die Behauptung Links (1909): »Bei den hemimetabolen Insekten fehlen die Larven-

Augen vollkommen; denn die aus dem Ei ausschlüpfende Larve gleicht schon im wesentlichen der Imago und ist von Anfang an mit Facettenaugen ausgestattet«, bedarf daher der Einschränkung. Außerdem zeigen Querschnitte durch die Nymphenaugen, daß hier erst im Werden begriffene, bei sehr jungen Stadien zum Sehen völlig untaugliche Facettenaugen vorliegen. Wie die Flügel entwickeln sich Stirnaugen und Facettenaugen nur langsam und erreichen ihre definitive Ausbildung erst bei dem fertigen Insekt, der Imago. Die Häutungsstadien haben auch in dieser Hinsicht mit den wahren Puppenstadien sehr viel gemein. »Der Unterschied wäre nur, vom physiologischen Gesichtspunkt aus, daß bei den Termiten das Puppenstadium in mehrere solche zerlegt ist, die in die Larvenentwicklung eingeschaltet sind, anstatt nach der Larvalentwicklung konzentriert aufzutreten« (Holmgren 1906).



Textfig. 45.
Längsschnitt durch das distale Ende eines Ommatidiums aus dem Auge einer älteren Nymphe vom *Termes cumulans* Koll. Oc. 4, Obj. 7.

Bei der Untersuchung der Nymphenaugen konstatierte ich, was mir schon bei den Locustidenlarven aufgefallen war, daß auf frühen Stufen trotz wohlentwickelter Linsen und Kristallkegel keine Rhabdome zu entdecken sind. Die hemimetabolen Insekten stimmen hierin mit den Crustaceen vollkommen überein, denn wie Herbst (1899) fand, war z. B. bei *Eupagurus* und *Palaemon* »besonders der distale Teil des Auges, die Kristallkegelschicht ausgebildet, während der Retinaabschnitt in der Entwicklung zurück war und vor allem der Rhabdome noch vollkommen entbehrte, obwohl die Retinulazellen von dem charakteristischen Aussehen des normalen *Eupagurus*-Auges bereits vorhanden waren.«

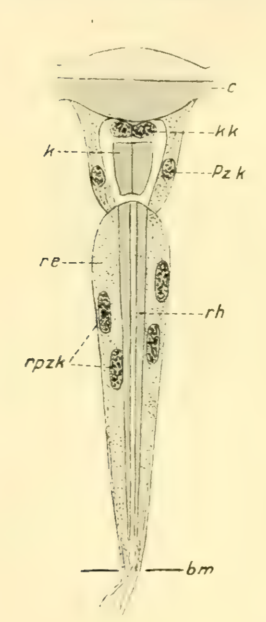
Besonders aber möchte ich auf Form und Lage der Hauptpigmentzellen (s. Textfig. 45) im Nymphenauge aufmerksam machen. Da auch im Auge älterer Nymphen die Hauptpigmentzellen, deren Kerne bereits dem proximalen Kegelende anliegen, sich zwischen Cornea und Sempersche Kerne einschieben, so kommen für die Abscheidung der Cornea nur die Hauptpigmentzellen in Frage.

Termes dives Hag.

Geflügelte Imago. In Tafelfig. 5 ist ein Totalbild des Auges von *Termes dives* Hag. wiedergegeben, in Textfig. 46 ein Längsschnitt

durch ein Ommatidium derselben Art stärker vergrößert. Textfig. 47 endlich versinnlicht einen Querschnitt durch die distale Augenpartie.

Die Corneafacetten sind auf der Innenseite etwas stärker gekrümmt als auf der Außenseite. Man kann bei *Termes dives* Hag. nur zwei Schichten unterscheiden, eine helle obere und eine sich mit Hämalaun stark färbende untere. Der äußere Teil ist nur wenig dünner als der innere. Beide Schichten gehen am Augenrande kontinuierlich in die entsprechenden Lagen der gleichfalls zweischichtigen Cuticula über. Auch die Cornealinse der Ocellen setzt sich nebenbei aus zwei Lamellen zusammen.



Textfig. 46.
Ommatidium aus dem Imagoauge von *Termes dives* Hag. im Längsschnitt. Oc. 1, Obj. 7.

Die vier Semperschen Kerne (s. Textfig. 46 *kk*), bisweilen wurden fünf (Fig. 47 *kk*) gezählt, liegen direkt unter dem Mittelpunkt der inneren Corneawölbung. Sie sind nicht wie bei *Termes cumulans* Koll. und *Termes cingulatus* Burm. seitlich verlagert. Der Kegel, auf Querschnitten tritt dies deutlich hervor, besteht aus vier, bzw. fünf Abschnitten. Auch hier waren zwischen den geschrumpften Kegelsegmenten die Membranen der Kristallzellen zu sehen.

Die zwei Hauptpigmentzellen sind distal nicht spitz ausgezogen, sondern sitzen der Cornea ziemlich breit auf. Das Auge erinnert hierdurch sowie durch das Verhalten der Semperschen Kerne sehr an das Auge älterer Nymphen. Die Kerne der Hauptpigmentzellen erscheinen auf den Querschnitten bohnenförmig gekrümmt. Außer den beiden Pigmentzellen erster Ordnung halten zahlreiche Nebenpigmentzellen etwa seitlich einfallende Lichtstrahlen vom Kristallkegel ab. Die Kerne der letzteren sind langgestreckt und liegen in der Hauptsache am distalen Retinulaende, etwas über den Kernen der Sehzellen.

Die Retinula ist kolbenförmig. Ebenso ist der distale Teil des Rhabdoms bedeutend dicker als der basale. Der Durchmesser der Rosetten nimmt daher proximal an Größe ab. Das vorn gerade abgeschnittene Rhabdom wird von einer Schaltzone umgeben.

Über die numerische Zusammensetzung der Retinulaelemente konnte ich bei *Termes dives* Hag. sicheren Aufschluß erhalten. Die

Retinula (Textfig. 47 *re*) ist achtteilig; somit ist die Achtzahl der Sehzellen auch für die Termiten erwiesen. Die acht Retinulakerne liegen nicht in einer Ebene, sie zeigen überhaupt keine bestimmte Anordnung. Gemäß der Achtzahl der Retinulaelemente läßt das Rhabdom (Fig. 47 *rh*) auf Querschnitten eine Zusammensetzung aus acht Rhabdomeren erkennen.

Von den unter der Basalmembran in der Nervenbündelschicht auftretenden Tracheen zweigen sich feine Äste ab und treten durch dieselben Öffnungen der Membrana fenestrata, die auch den Nervenfasern zum Durchtritt dienen, ins Auge ein, jedoch so spärlich, daß



Textfig. 47.
Querschnitt durch die Ommatidien von *Termes dives* Hag. Imago in verschiedener Höhe. Oc. 1, Obj. 7.

ihnen jede Bedeutung für das Sehen abgeht. Für die optische Isolierung der Ommatidien etwa können sie nicht in Frage kommen.

Der Bau des Ganglienapparates ist der gleiche wie bei *Termes cumulans* Koll. Ich begnüge mich daher mit dem Hinweis auf die beigegebene Abbildung (Taf. IV, Fig. 5).

Großer Soldat. Das Vorhandensein von Sehnerven (s. Textfig. 48 *no*) von Augenganglien und einer mehrschichtigen Gruppe von Hypodermiszellen war auch hier deutlich festzustellen.

Wie schon oft angedeutet, haben wir in diesem Organ meiner Überzeugung nach im Gegensatz zu Holmgren nicht das Endprodukt einer Augenreduktion zu sehen. Vielmehr liegt im Vergleich mit ganz ähnlichen Verhältnissen bei den indifferenten Larven, die sich sowohl zu

Arbeitern, als Soldaten, als auch Imagines entwickeln können, und im Vergleich mit der Entstehung der Facettenaugen bei den Insekten überhaupt ein auf einer bestimmten Stufe fixiertes embryonales Augenstadium vor. Die Soldaten sind ja »in ihrer Entwicklung gehemmte und definitiv fixierte Jugendstadien«. Außerdem findet nur so das Auftreten kleiner pigmentierter Augen bei den ergatoiden Individuen SILVESTRIS eine restlose Erklärung.

Natürlich kann ich mich mit der Ansicht HOLMGRENS, wonach die »rudimentären, reduzierten« optischen Nerven nur noch als Hautnerven fungieren, infolgedessen gleichfalls nicht einverstanden erklären.

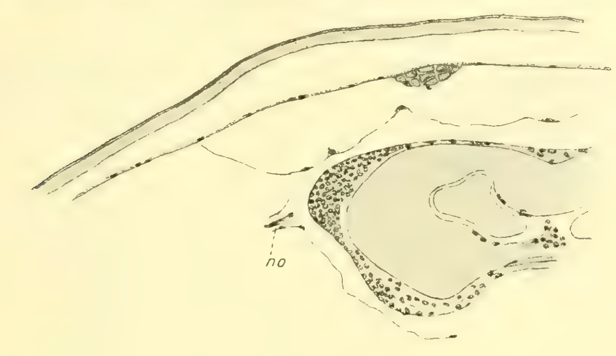


Textfig. 48.
Querschnitt durch das Gehirn des »großen Soldaten« von *Termes dives* Hag. Oc. 1, Obj. A.

Kleiner Soldat. Bei der Betrachtung des Kopfes ist von Facettenaugen nicht die geringste Andeutung zu entdecken. Die kleinen Soldaten von *Termes dives* Hag., die »eine Art Polizeidienst im Innern des Staates ausüben« (ESCHERICH, 1909) — die Verteidigung des Nestes überlassen sie der großen Form —, machen, wie zu erwarten, keine Ausnahme. Hier habe ich ebenfalls Augenganglien entdecken können und von ihnen ausgehend Nervenstränge (s. Textfig. 49 *no*), die mit distal verbreitertem Ende an die Hypodermis herantreten. Wie bisher ist nur eine Seite des Gehirns gezeichnet

worden, da das Insektengehirn durch eine vertikale Mittelfurche in zwei vollkommen symmetrische Hälften zerlegt wird.

Wie die optischen und cerebralen Ganglien der Geflügelten wird auch bei den Soldaten Protocerebrum und Augennerv von einer bindegewebigen Scheide umgeben. Da diese Membran dem Gehirn nicht eng aufliegt, läßt sich am Nervus opticus ein dunkelgefärbter centraler Faser-



Textfig. 49.
Querschnitt durch das Gehirn des »kleinen Soldaten« von *Termes dives* Hag. Oc. 1, Obj. A.



Textfig. 50.
Querschnitt durch das Gehirn des »kleinen Soldaten« von *Termes dives* Hag. Oc. 1, Obj. A.

strang erkennen, der beiderseits von einer schmalen hellen Zone begrenzt wird. Hierdurch unterscheidet sich unter anderm der Opticus von den Ligamenten der Umhüllungsmembran, durch die das Gehirn am Kopf rechts und links aufgehängt erscheint (s. Textfig. 50 *l*), und mit denen bei schwacher Vergrößerung und Unkenntnis der Verhältnisse die Sehnerven leicht zu verwechseln sind. An der peripheren Ansatz-

stelle dieser Bindegewebsbänder ist aber nie eine Sinnesplatte zu finden.

Arbeiter. Äußerlich läßt nichts auf die Anwesenheit von Sehorganen schließen. Auf Schnitten ergeben sich aber die gleichen Verhältnisse wie bei den Soldaten, d. h. auch die Arbeiter von *Termes dives* Hag. besitzen Sehganglien, Nerven und durch Kernanhäufung verursachte Verdickungen der Hypodermis, d. h. Augenanlagen (s. Textfig. 51 *a* und *b*).





Textfig. 51.
Termes dives Hag. Querschnitte durch das Gehirn eines Arbeiters. Oc. 1, Obj. A.

»Augenrudimente« hat zwar bereits Holmgren (1909), der einzige, der sich bisher mit dem feineren Bau dieser Organe befaßt hat, bei den Arbeitern der höheren Termiten gefunden. »Wie schon gesagt, sind Augen bei den Arbeitern vorhanden. Sie sind aber außerordentlich reduziert. Sie bestehen ganz einfach aus einer Gruppe vergrößerter heller Hypodermiszellen, von denen einige (2—3) eine deutliche kreisförmige oder U-förmige Pigmentanhäufung besitzen.« Die optischen Ganglien sind ihm jedoch bei den Arbeitern entgangen. »Die Reduktion der Facettenaugen hat eine entsprechende Reduktion der Sehganglien mitgeführt. Die Sehnerven sind vielleicht vorhanden, aber enthalten, nur wenige Nervenfädchen und von den bei den Geschlechtstieren besonders den jungen, so wohlentwickelten Sehganglien kann man gar nichts entdecken. Die Seiten des Protocerebralganglions sind somit kreisförmig abgerundet.« Und S. 75 — es handelt sich um den Arbeiter von *Armitermes neotenicus* —, schreibt er: »Das Nervensystem ist durch

die Reduktion der Facettenaugen ein wenig verändert worden. Die Sehganglien sind aber nicht mehr zu erkennen, obschon sie wohl jedoch als Rudimente vorhanden sein dürften.«

Demgegenüber gelang es mir wie bei den Soldaten auch bei den Arbeitern das konstante Vorkommen kleiner optischer Ganglien nachzuweisen.

Es hätte dazu eigentlich keiner mikroskopischen Untersuchung bedurft, da Erwägungen rein theoretischer Art mich zu demselben Ergebnis geführt hatten.

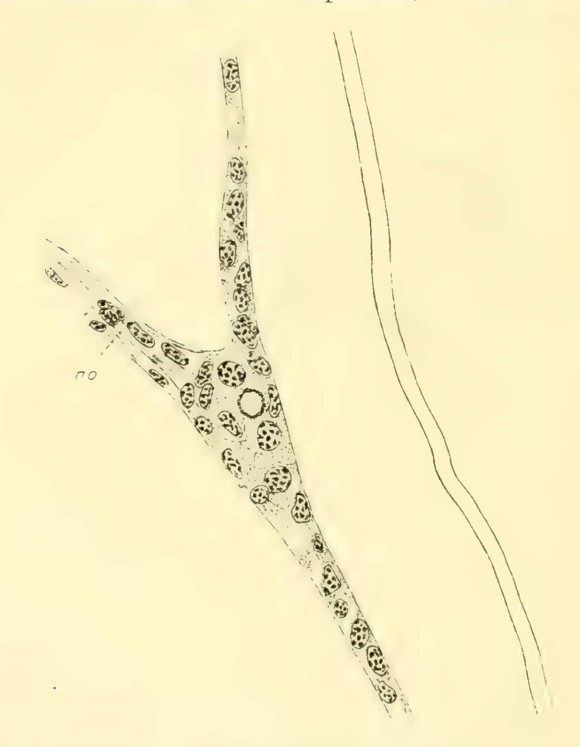
Bei seinen Studien über die Regeneration exstirpierter Krebs-



Textfig. 52.
Termes dives Hag. Querschnitt durch das Gehirn einer Larve. Oc. 1, Obj. A.

augen war Herbst (1899) zu der Überzeugung gekommen, daß wahrscheinlich zwischen Augenganglien und Augenanlagen eine Kausalbeziehung besteht. Werden nun bei Verlust des Königs Arbeiter zum Ersatz herangezogen, so können bekanntlich bei diesen Arbeiterkönigen kleine pigmentierte Facettenaugen auftreten, die, wie Silvestri (1902) meint, »sekundär mit der Entwicklung der Genitalorgane ausgebildet sein mögen«. Demnach müssen Sehganglien bei den gewöhnlichen Arbeitern vorhanden sein, wenn wirklich, wie Herbst vermutet, »da während der Embryonalentwicklung die Anlage des Auges im engen Anschluß an jene der Augenganglien erfolgt«, von letzteren auf die distale Fläche des Auges ein Reiz ausgeübt wird, welcher die Hypodermiszellen zur Umwandlung in Ommatidien zwingt.

Larve. In seinen »Recherches sur l'organisation et les mœurs du Termite lucifuge« (1856) — weitere Mitteilungen habe ich in der Literatur nicht gefunden — befaßt sich LESPÈS auch näher mit dem Nervensystem der Larven. »Les ganglions cérébroïdes seuls offrent une certaine différence qui provient de l'abscence des yeux; toutefois le nerf optique existe, au moins dans la partie qui touche au ganglion.« An anderer Stelle, beim »système nerveux« der Nymphen kommt er nochmals auf die optischen Nerven der Larven zu sprechen, »dont l'extrémité n'arrive



Textfig. 53.
Termes dives Hag. Längsschnitt durch das distale Opticusende einer Larve. Oc. 1, Ap.

pas à la surface de la tête«. Seine Angaben lassen sich mit meinen Resultaten nicht vereinen. Es war mir möglich, auf Frontalschnitten durch den Kopf der Larve von *Termes dives* Hag. einen Nervus opticus nachzuweisen, der sich vom Gehirn nach vorn bis zur Hypodermis erstreckt. Auch bei *Forficula* konstatierte HEYMONS (1895), daß der Opticus weder centrifugal noch centripetal auswächst, sondern Gehirn und Augenplatte von Anfang an verbunden sind. Auf dem in Textfig. 52 zur Darstellung gekommenen Schnitt, der die tat-

sächlichen Verhältnisse wiedergibt, ist demzufolge nur ein Stück des Sehnerven getroffen, und so wird es verständlich, daß LESPÈS ganz andre Ergebnisse erhält. Mit Hilfe von Serienschnitten läßt sich jedoch der Nervenstrang bis zur Hypodermis verfolgen. An der Ansatzstelle (s. Fig. 53) treten in der sonst einschichtigen Hypodermis mehrere Kernlagen auf. Äußerlich ist an der schneeweißen Larve keine Spur von Facettenaugen zu entdecken. Am proximalen Ende des optischen Nerven konnte ein kleines Ganglion nachgewiesen werden. Die Larven der Termiten zeigen, was Augenanlage und Opticus betrifft, also keine von den Soldaten und Arbeitern abweichenden Bauverhältnisse. Die Augenentwicklung der letzteren hat eben, wie ich schon mehrmals betont habe, auf diesem Stadium Halt gemacht.

Nymphe, jüngeres Stadium. Das vorliegende Exemplar war ein sehr junges, die Facettenaugen als kleine schwarze Punkte an der hinteren Kante der Fühlergrube eben zu erkennen. Unter der Lupe erscheinen sie als hellbraunes Netzwerk, das sich ohne scharfe Grenze in die schneeweiße Körperbedeckung verliert. Eine Einteilung in regelmäßige Facetten war noch nicht zu erkennen. Das Auge erhebt sich kaum über die umgebende Epidermis.

Auch auf dem Durchschnitt erscheint das Auge ganz flach. Die Cuticula ist über dem Auge nur wenig verdünnt. Die Cornea ist nach außen fast glatt, nach innen springen deutliche Linsen vor. Die Ommata sind sehr kurz und dick; sie ähneln auffallend den gedrungenen Ommatidien im Auge der Soldaten und Arbeiter von *Hodotermes vagans*. Um das Aussehen der Ommen im Imagoauge zu erreichen, müssen sie sich infolgedessen stark strecken. Und zwar geschieht dies allem Anschein nach nur durch Verlängerung des retinalen Abschnittes. Nur die in der Mitte des Auges gelegenen Ommen sind gerade, die übrigen weisen eine dem Augenrande zugekehrte bedeutende Biegung auf.

Der distale Teil des Ommas läuft dem perzipierenden in der Entwicklung voraus. An den Augenkeilen fällt daher der im Vergleich zur Größe des ganzen Ommatidiums ungemein breite und große Kristallkegel auf, dem distal die SEMPERschen Kerne aufliegen. Er ist aus vier Teilstücken zusammengesetzt und senkt sich zwischen die Sehzellen ein.

Die Retinulazellen sind zwar kreisförmig um einen axialen Strang angeordnet. Ob wir in letzterem aber das Rhabdom oder den sich vielleicht bis zur Basalmembran erstreckenden Kristallkegel zu sehen haben, war nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Leider war ich nicht in der Lage, frisch konserviertes Material zu bearbeiten, sondern mußte

mich mit 1884 von Dr. Grabowsky gesammeltem, für subtile Untersuchungen ungeeignetem Alkoholmaterial begnügen. Die pigmentierte Retinula setzt sich auf Querschnitten aus einer wechselnden Zahl von Sehzellen zusammen. Bald werden fünf, sechs, sieben oder auch acht Zellen bzw. Kerne von einer Ebene getroffen.

Die Facettenaugen sehr jugendlicher Nymphen stimmen demnach in allen wesentlichen Punkten mit dem bei *Hodotermes vagans* geschildertem Bau überein. Durch diese Befunde vor allem wurde ich zu der Überzeugung gedrängt, daß die Augenspuren bei den Arbeitern und Soldaten der Termiten nicht durch Lichtmangel hervorgerufene reduzierte Sehorgane sind, sondern Entwicklungsstadien des Imagoauges.

Daß man in ihnen bisher »reduzierte, verkümmerte« Augen sah, läßt sich entschuldigen. Durch ihre bleiche, gelbliche Färbung, die ihnen den Namen »weiße Ameisen« eingetragen hat, sind die Termiten als Vertreter der Fauna subterranea gekennzeichnet. Pigmentlosigkeit und Durchsichtigkeit eines Tieres sind sichere Merkmale, daß sein Dasein fern vom Licht in nächtlichem Dunkel verläuft. So fehlen den Collembolen, die sich in den Grotten des mährischen Karsts finden, Pigment und Sehorgane. Ebenso ist der in den Höhlengewässern von Indiana hausende blinde Krebs *Cambarus pellucidus* Tellk. durchsichtig wie Wachs. Es lag daher nahe, auch die Augenlosigkeit der Arbeiter und Soldaten der Termiten auf den Einfluß des Lichtmangels, die Folge ihres Lebens in den finsteren Hügeln und Galerien zurückzuführen.

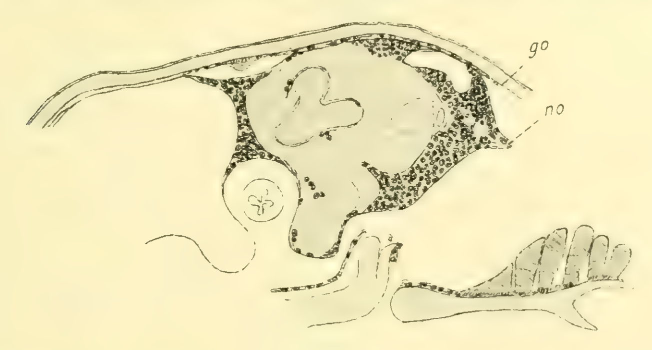
Nymphe, älteres Stadium. Die Untersuchung der älteren Nymphenaugen ergab nichts wesentlich neues. Es kehrten im allgemeinen die bei *Termes cumulans* Koll. geschilderten Verhältnisse wieder. Sie beanspruchen daher keine besondere Beachtung.

Es sei nur hervorgehoben, daß auch bei ihnen sich die Hauptpigmentzellen zwischen Cornea und Sempersche Zellen einschieben. Letztere kommen deshalb, was ich immer wieder betonen möchte, in gewissen larvalen Augenstadien überhaupt nicht mit der Cornea in Berührung. Wir haben in ihnen, und das gilt nicht nur für die Termiten, sondern für alle Insekten, auf keinen Fall die Corneaproduzenten zu erblicken. Nach dem gegenwärtigen Stand unsrer Erfahrungen sind vielmehr die sogenannten Hauptpigmentzellen die eigentlichen corneagenen Zellen.

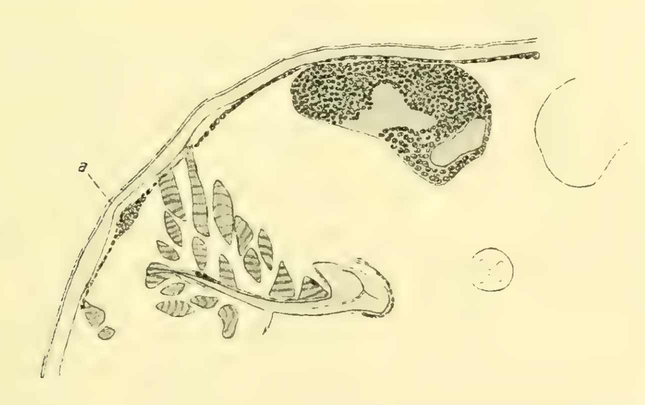
Bezüglich der Hauptpigmentzellen der Insekten dürfte es nunmehr wohl keinem Zweifel unterliegen, daß wir in ihnen nicht nur die Homologa, sondern auch die Analoga der Corneagenzellen der Crustaceen zu sehen haben.

Termes lucifugus Rossi.

Arbeiter. LESPÈS (1856) bezeichnet den Arbeiterkopf dieser einzigen in Europa und zwar in den Mittelmeerländern vorkommenden Termitenart als »arrondie, parfaitement lisse, et sans trace d'yeux«, während die Augen der Geflügelten (Individus parfaits de la première forme) »se



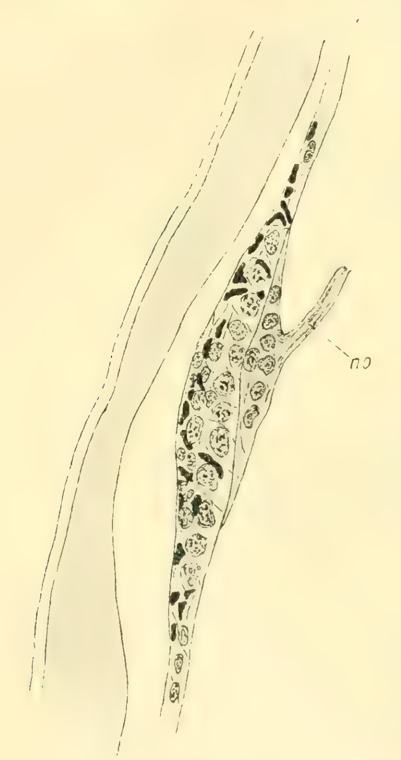
Textfig. 54.
Querschnitt durch das Gehirn eines Arbeiters vom *Termes lucifugus* Rossi. Oc. 1, Obj. A.



Textfig. 55.
Termes lucifugus Rossi. Querschnitt durch das Gehirn und die Augenanlage (*a*) eines Arbeiters. Oc. 1, Obj. A.

présentent sous la forme de deux demi-sphères noires, composées chacune d'une trentaine de facettes«. Auch auf Schnitten hat er Augenspuren nicht beobachtet. »Des ganglions cérébroïdes prennent naissance les nerfs antennaux seuls«. Da seine Angaben meinen bisherigen Beobachtungen vollständig widersprechen, habe ich sie einer Revision unterzogen, zumal mir frisches, gut konserviertes Material zur Verfügung stand.

Wie zu erwarten, läßt sich bei einiger Aufmerksamkeit sehr wohl beim Arbeiter von *Termes lucifugus* Rossi (*Leucotermes lucifugus* Fab.) die Existenz optischer Nerven nachweisen (s. Textfig. 54*no*). Sie sind nur sehr fein, so daß sie, wie ich aus eigener Erfahrung bezeugen kann, nur zu leicht übersehen werden können. Der Sehnerv verläuft vom Gehirn bis zu einer linsenförmigen Verdickung der Hypodermis (s. Textfig. 55 *a*), einer typischen Augenanlage. Die Behauptung Escherichs (1909), daß die Termitinae sich von den Calotermitinae durch die »absolute Augenlosigkeit der Soldaten und Arbeiter« unterscheiden, bedarf daher auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials der Korrektur.



Textfig. 56.
Distales Opticusende und Augenanlage von *Termes lucifugus*. Arbeiter im Längsschnitt.

Die linsenförmige Augenanlage (s. Textfig. 56) stimmt ganz mit dem embryonalen Stadium der Facettenaugen überein, das Carrière in seinen »Kurzen Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane« (1886) beschreibt. »Hat die Augenanlage eine gewisse Ausdehnung erreicht, so beginnt die Umbildung der Epithelzellen in Ommatidien auf die bekannte Weise, und zwar von dem Centrum der Anlage nach der Peripherie fortschreitend, so daß in dem nun linsenförmigen Organ in der Mitte zwei, am Rande eine Schicht von Kernen in allmählichem Übergange sichtbar sind.«

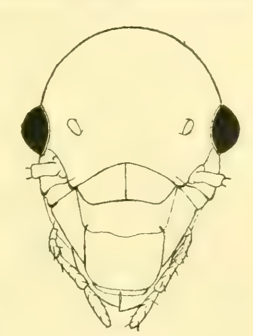
Die Kerne der an der Bildung dieser Zellgruppe teilnehmenden Hypodermiszellen sind bedeutend größer als die des einschichtigen Epithels. Die zweischichtige Cuticula ist über dieser Stelle verdünnt, aber nur die mächtige Dermis wird davon betroffen, die Epidermis zieht in gleicher Stärke über die Augenanlage hinweg. Distal bildet der optische Nerv eine breite Endplatte, in der zahlreiche Kerne auftreten. Endplatte und Augenanlage heben sich deutlich als zwei durch die Basalmembran getrennte differente Schichten voneinander ab. Am

proximalen Ende des Opticus sind mehrere Ganglien nachweisbar; bei der Kleinheit der Verhältnisse kann ich ihre genaue Zahl nicht sicher angeben.

Termes bellicosus Smeathm.

Königin: Das von mir untersuchte Exemplar war eine stark angeschwollene, schon ältere Königin dieser afrikanischen, pilzzüchtenden Termitenart.

Unter der Lupe betrachtet, machen selbst bei stärkster Vergrößerung die vorspringenden, schwarzpigmentierten Facettenaugen (Textfig. 57), sowie die beiden seitwärts gerichteten Ocellen einen durchaus normalen Eindruck. Aber schon eine flüchtige Untersuchung der Schnitte durch das Auge (Taf. IV, Fig. 6) läßt erkennen, daß wir es hier mit vollständig degenerierten Sehorganen zu tun haben.



Textfig. 57.
Kopf der Königin von *Termes bellicosus* Sm.

Zwar zeigen die nach außen schwach, nach innen halbkugelig gewölbten Corneafacetten ein völlig unverändertes Aussehen. Sie bestehen aus zwei deutlich von einander getrennten Lamellen, einer dünnen, homogenen, hellen Außenlage und einer dickeren, quergestreiften intensiv gefärbten Innenschicht. Das eigentliche Auge jedoch ist, wie aus einem Vergleich mit dem Facettenauge des geflügelten Geschlechtstieres von *Termes dives* Hag. (Taf. IV, Fig. 5) hervorgeht, vollkommen reduziert. Weder auf Querschnitten, noch auf Längsschnitten läßt sich eine Zusammensetzung aus Ommatidien konstatieren. Kristallkegel und Rhabdome sind nicht mehr vorhanden. Das einst funktionsfähige, gut ausgebildete Komplexauge ist zu einer ungeordneten, zur Lichtperzeption völlig untauglichen Gewebsmasse degeneriert. Zellgrenzen sind kaum wahrzunehmen, die Kerne liegen regellos verstreut und tragen gleichfalls größtenteils Spuren des Verfalls.

Auffällig ist die starke Verkürzung der Ommatidienschicht. Durch das Schwinden von Rhabdomen und Kristallkegeln ist sie zusammengefallen und nur etwa halb so lang wie im normalen Auge. Sie füllt daher die durch Cornea und Ringleiste gebildete Augenhöhle, auch wenn man die durch die Konservierung bewirkte Schrumpfung in Anrechnung bringt, bei weitem nicht mehr aus. Zwischen ihr und der Cornea bleibt immer noch ein ansehnlicher freier Raum.

Durch die Anordnung des Pigments wird eine deutliche Zweischichtigkeit des Auges hervorgerufen. Die Hauptmasse des äußerst resistenten, dunklen Pigments liegt distal und läßt an der Außenseite konkave durch die innere Wölbung der Facetten bedingte Ausschnitte erkennen. Auf diese Schicht folgt proximal bis zur Basalmembran eine helle Zone, in der nur hier und da Pigmentanhäufungen auftreten. Auch hinter der Basalmembran findet sich Pigment. Es umhüllt aber nicht wie sonst die aus dem Auge ausstrahlenden Nervenfasern, sondern wird nur stellenweise in größeren Mengen angetroffen.

Wie das Facettenauge ist der gesamte ganglionäre Apparat stark rückgebildet. Vom eigentlichen Gehirn, das ebenfalls weitgehende Veränderungen erlitten hat, zieht sich ein fast gleichmäßig dicker Strang zum Auge hin, an dem sich noch Spuren der optischen Ganglien nachweisen lassen (Taf. IV, Fig. 6 *go*).

Im wesentlichen stimmen also meine Befunde mit Holmgrens Angaben über die reduzierten Facettenaugen der entflügelten Geschlechtstiere überein. Seiner Ansicht über die Faktoren, die diese plötzliche Rückbildung der Augen auslösen sollen, kann ich mich jedoch nicht anschließen.

Holmgren führt die merkwürdige Verkümmerung der Sehorgane auf den durch das Leben in der dunklen Königszelle bedingten Nichtgebrauch zurück. »Durch den Übergang von einer freien Lebensweise zu dem Aufenthalt in der Finsternis des königlichen Zimmers werden die Facettenaugen ganz überflüssig. Es ist deshalb zu erwarten, daß sie degenerieren sollen.« Er behauptet später nochmals, »daß der Zutritt oder die Ausstängung des Lichtes als greifbare Primärursache aufzufassen sind. Dazu kommt als zweite Reduktionsursache der Nichtgebrauch der Augen bei den alten Geschlechtsindividuen.«

Diese Erklärung kann ich nicht gelten lassen. Lichtmangel und Nichtgebrauch, mögen sie auch sonst noch so sehr von Einfluß auf die Sehorgane sein, können keinesfalls den Anstoß zu dieser ungewöhnlich schnell verlaufenden Augendegeneration geben. Dauernde Dunkelheit prägt erst im Laufe vieler Generationen dem Auge ihren Stempel auf, wie wir es an den verschiedensten Vertretern der Fauna subterranea beobachten können. Wird ferner das Leben in der Finsternis regelmäßig unterbrochen, kommen z. B. Tiefseecrustaceen auch nur in irgendeinem Stadium der Entwicklung mit dem Licht in Berührung, so lassen sich bei den geschlechtsreifen Individuen, die dauernd dem Einfluß des Lichtes entzogen sind, Veränderungen am Auge nicht wahrnehmen. Warum bleiben bei den Termitenkönigen und -königinnen die Fa-

cettenaugen, wenn auch funktionslos, nicht funktionsfähig, wie bei Coleopteren, die, obgleich sie in Höhlen und Grotten ein lichtloses Dasein führen, trotzalledem noch völlig intakte Facettenaugen besitzen?

Schließlich wäre es auch höchst sonderbar, da doch die Facettenaugen erst in der Dunkelheit der Termitenhügel nach und nach entstanden sind, daß eben diese Dunkelheit auf einmal sofortiges Schwinden der Augen herbeiführen sollte. Warum tritt dann bei den geflügelten Geschlechtstieren, die aus diesem oder jenem Grunde am Schwärmen verhindert werden und erst im folgenden Jahr das heimatliche Nest verlassen, also monatelang dem Einfluß des Lichtmangels ausgesetzt sind, dieser Verfall nicht ein, während sich bei den entflügelten schon wenige Tage nach dem Schwärmen am Auge deutliche Spuren beginnender Reduktion zeigen? Die Ursache hiervon muß eine ganz andre sein.

Bekanntlich schwillt bei den Termitenköniginnen infolge der mächtigen Entwicklung der Ovarien der Hinterleib so enorm an, daß sie fast bewegungslos werden und von den Soldaten und Arbeitern beschützt, gefüttert und versorgt werden müssen. Sie führen — wie auch die Könige — gewissermaßen ein Schmarotzerleben. Man könnte vermuten, daß dies den Anstoß zur Degeneration der Augen gibt, da allgemein bei parasitisch lebenden Insekten, die der Sorge um Nahrung und Brut enthoben sind, Reduktion der Sinnesorgane eintritt.

So sieht Holmgren (1909) in der veränderten Lebensweise die Ursache der Umwandlung des gesamten Centralnervensystems, die bei den älteren Individuen neben der Verkümmerung der Augen und Sehganglien einhergeht und sie neben der Flügellosigkeit von den jungen, ausschwärmenden Imagines unterscheidet. Diese sich gleichfalls schnell abspielenden Veränderungen am Syncerebrum sind, wie er sagt, eine Folge davon, daß »ihre Fähigkeiten als selbständige Personen degeneriert werden«.

Erstens steht auch dieser Erklärung der schnelle Verlauf der Reduktion entgegen. Und dann vor allem dürfte der Verfall nicht schon zur Zeit der Koloniegründung stattfinden, wie es aber tatsächlich der Fall ist, wo doch an die Sinne der Geschlechtstiere besondere Anforderungen gestellt werden. Sie haben das Nest zu bauen, Pilzgärten anzulegen und Arbeiter und Soldaten aufzuziehen usw. Ganz abgesehen davon, daß es unverständlich bliebe, warum diese Veränderungen nicht schon bei den Geflügelten auftreten, die im Mutternest gepflegt und gefüttert werden und sich nie um die Brut kümmern.

Immerhin könnte man den Anlaß zu diesen merkwürdigen Reduktionserscheinungen in einer Veränderung der Lebensweise suchen, denn, wie aus dem eben Gesagten hervorgeht, nehmen die das Nest verlassenden Geschlechtstiere plötzlich ganz andre Gewohnheiten an. Es könnte vielleicht das »Schwärmen« als solches diese merkwürdige Änderung der Instinkte und die Umwandlung von Gehirn und Augen hervorrufen.

Vergegenwärtigen wir uns kurz die Vorgänge vor und nach dem Schwärmen.

Haben mit der letzten Häutung Flügel und Facettenaugen ihre definitive Ausbildung erlangt, so verlassen die nunmehr völlig ausgewachsenen Individuen, die »Geflügelten«, wie sie genannt werden, den heimatlichen Hügel zu einer Zeit, wo die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt ist, die für ihren weichhäutigen Körper tötliche Trockenheit, die sie zu dem hypogäen Leben gezwungen hat, also aufgehoben ist, und schwärmen — meist während oder kurz nach einem Regen. Nur wenige Augenblicke dauert der langsame, schwerfällige Flug, bald fallen sie wieder zu Boden und werfen sofort die Flügel ab. Der positive Phototropismus schlägt in einen negativen um, während sie erst dem Licht zustreben, verkriechen sie sich jetzt unter Rinde, unter Steine, in die Erde usw. und bereits nach wenigen Tagen zeigen Gehirn und Facettenaugen Veränderungen. Außerdem ändern sich nach dem Schwärmen plötzlich die Instinkte. Die Entflügelten, die sich als geflügelte Geschlechtstiere nie mit Nestbau, Pilzzucht, Brutpflege und Verteidigung abgegeben haben, befassen sich auf einmal mit all den Arbeiten, die sie bisher den flügellosen Arbeitern und Soldaten überließen, und die deren eigentliche Funktionen sind.

Man könnte, wie gesagt, leicht auf die Vermutung kommen, daß dieser Wechsel der Instinkte und die Veränderungen im Bau des Gehirns und der Augen durch das »Schwärmen« ausgelöst werden. Denn auch bei den Ameisen, mit denen die Termiten in ihrem sozialen Leben überraschende Analogien zeigen, scheint das Schwärmen den Anstoß zu einer Änderung des Phototropismus und der Instinkte zu geben.

Loeb (1890) fand, daß die Weibchen von *Lasius niger* L. vor und nach dem Hochzeitsflug auf Licht so gut wie gar nicht reagieren, zur Zeit des Hochzeitsfluges aber ausgesprochen positiv heliotropisch sind. »Gleich nach der Begattung tritt eine andre Form der Reizbarkeit mehr hervor, welche die Ameise zwingt, sich zwischen Ritzen einzudrängen (ein neues »Nest« zu gründen). Der Zusammenhang zwischen Sexualität und Heliotropismus geht nun ferner daraus hervor, daß zur Zeit

des Hochzeitsfluges bei den Arbeiterinnen kein Heliotropismus nachweisbar war.«

Die Begattung, die bei den Ameisen meist während des Fluges vollzogen wird, zum mindesten vor dem Abwerfen der Flügel, soweit diese natürlich vorhanden sind, kann bei den Termiten nicht Ursache der Wandlung der Instinkte und der an Facettenaugen und Gehirn auftretenden Veränderung sein, da die Kopula bei ihnen nicht beim Schwärmen erfolgt, sondern erst später, wenn Gehirn und Sehorgane schon rückgebildet sind. Übrigens ruft sie auch bei den Ameisen den Wechsel von Instinkten und Phototropismus nicht hervor.

Es scheint demnach das Schwärmen als solches bei Termiten wie Ameisen diese Wandlungen zu verursachen. Dies ist jedoch nicht der Fall.

Wheeler (1906) stellte mit *Formica difficilis* Emery var. *consocians* Wheeler und andren Versuche über Koloniegründung auch mit geschlechtsreifen, unbefruchteten Weibchen an, denen er die Flügel exstirpiert hatte. Er erhielt hierbei das überraschende Ergebnis, »that mere artificial deälation at once produces an interesting change in the instincts of the female. She becomes forth with negatively phototropic ... She behaves as if she had been fertilized, and, instead of resting or moving indolently about the nest, seems to have suddenly awakened to an appreciation of the serious tasks of her existence as the mother of a future colony«.

Wir haben mithin im Abwerfen der Flügel die eigentliche Ursache des Wechsels von Instinkt und Phototropismus sowie der an Gehirn und Facettenaugen eintretenden Reduktionserscheinungen zu suchen.

Es erhebt sich natürlich nun die Frage, wie dieser Reiz ausgelöst wird, ob auf nervösem Wege oder durch irgend welche chemische Vorgänge. Dies zu entscheiden, ist jedoch nicht Aufgabe meiner Untersuchungen. Nur soviel sei angedeutet, daß meiner Ansicht nach der Verfall der Facettenaugen erst sekundär auf der Rückbildung der Sehganglien beruht. Nach den Versuchen über die Regeneration total und teilweise abgeschnittener Crustaceenaugen von Steele und vor allem Herbst (1899 u. 1910) ist »die Entstehung neuer Augen von einem formativen Reiz abhängig, der von den Augenganglien auf die anliegenden Partien der Hypodermis ausgeübt wird«. Er hält auf Grund seiner Ergebnisse eine Kausalbeziehung zwischen den nervösen Centralorganen und den Facettenaugen für wahrscheinlich. Da außerdem

Parker, Bethe und Herbst fanden, daß der Nervus opticus nicht nur aus photorezeptorischen Fasern besteht — auch nach Joseph (1876) ist er kein eigenartiger sensorischer Nerv in der strengen Bedeutung, wie er bei den Wirbeltieren erscheint — liegt es nahe, anzunehmen, daß die Verkümmerung der optischen Ganglien bei den Termitenkönigen und -königinnen einen deformativen Reiz auf die Sehorgane ausübt und die Histolyse der Facettenaugen hervorruft.

Ehe ich mich weiteren Termiten zuwende, möchte ich nur nochmals auf die interessante Tatsache hingewiesen haben, daß bei den Termiten nach dem Abwerfen der Flügel neben Veränderungen am Oberschlundganglion und den Augen ein gründlicher Wechsel der Instinkte beobachtet wird. Es werden durch die Entfernung der Flügel latente Instinkte in ihnen wachgerufen, die sie zwingen, die Funktionen der flügellosen, blinden Arbeiter und Soldaten zu übernehmen. »Die zunehmende Physogastrie veranlaßt aber, daß diese Instinkte wenigstens praktisch verloren gehen« (Holmgren 1906). Anderseits sind die eigentlichen Instinkte der Geschlechtstiere, die bei der Fortpflanzung d. h. Begattung und Eiablage eine Rolle spielen, latent in den Arbeitern und Soldaten vorhanden, wie aus dem Verhalten neotenischer Geschlechtsindividuen einwandfrei hervorgeht. Eine scharfe Grenze zwischen den Instinkten der verschiedenen Kasten besteht nicht. Komplizierter Vererbungstheorien zur Abänderung der Instinkte bei sterilen Formen wie der Keimplasmatheorie Weismanns bedarf es hier nicht. Auf diese hinsichtlich der Termitenpsyche und Kastendifferenzierung höchst beachtenswerten Verhältnisse, auf die bei den Ameisen schon Wheeler (1906) aufmerksam gemacht hat, kann ich hier gleichfalls nicht näher eingehen, da es den Rahmen dieser Arbeit überschreiten würde.

Biologischer Teil.

Licht- und Facettenauge.

In erster Linie ist es das Licht, mit dessen Dasein und Fehlen auch das Dasein und Fehlen der Facettenaugen — der Sehorgane überhaupt — aufs innigste zusammenfällt. Unter Sehorganen verstehen wir ja Rezeptionsorgane für Lichtreize; im Lichte entstanden haben sie nur Zweck im Licht. Wechselt daher ein Tier aus diesem oder jenem Grunde seine Lebensweise, wird aus einem Taginsekt ein Nachtinsekt, so sehen wir, wie Hand in Hand damit Veränderungen im Bau der Facettenaugen einhergehen. Ist die Dunkelheit keine vollständige, d. h. haben

wir Formen vor uns, deren Leben sich in der Dämmerung oder im Halbdunkel von Grotten und Höhleneingängen abspielt, so sucht sich das Auge den neuen Verhältnissen möglichst anzupassen. Die lichteinlassenden Corneaoberflächen werden größer und stärker gewölbt, um die wenigen Lichtstrahlen auffangen zu können, aus einem Appositionsauge wird ein lichtstärkeres Superpositionsauge wie bei den nachts fliegenden Schmetterlingen, kurz das Komplexauge nimmt eine Ausbildung an, die auch eine Orientierung im neuen Milieu gestattet. Ist das Dunkel aber ein absolutes wie bei Formen, die zeitlebens in der Erde wühlen, ohne je mit dem Tageslicht in Berührung zu kommen, oder in unterirdischen lichtlosen Räumen hausen, dauernd dem Einfluß der Sonnenstrahlen entzogen, so kann von einer weiteren Anpassung der Sehorgane selbstverständlich nicht mehr die Rede sein, sie werden funktionslos und erleiden Rückbildungen wie andre Organe, die außer Gebrauch gesetzt werden.

Bei den echten Vertretern der Fauna subterranea beobachten wir daher, wie die Facettenaugen mehr und mehr verkümmern, sie werden kleiner und kleiner, bestehen nur noch aus wenig Augenkeilen, und auch diese zeigen Spuren der Degeneration. Hat der Aufenthalt im Finstern Generationen hindurch gedauert, so finden wir schließlich äußerlich nichts von Sehorganen mehr, wo wir bei den nächstverwandten epigäen Formen normal ausgebildete, oft hoch angepaßte Facettenaugen antreffen. Infolge des dauernden Lichtmangels können durch den fortwährenden Nichtgebrauch selbst Sehnerv und Ganglion opticum völlig schwinden.

Dies ist der Fall bei dem in den Höhlen Krains lebenden Laufkäfer *Trechus* (*Anophthalmus*) *bilimeki* Sturm, der, wie schon der Name sagt, durch den Einfluß dauernden Dunkels das Augenlicht völlig verloren hat. Auch viele der ebenfalls mit Facettenaugen ausgestatteten Crustaceen haben sich dem Höhlenleben angepaßt, und auch sie sind oft blind oder nahezu blind. So ist, um aus der Fülle der Beispiele nur einige herauszugreifen, *Troglocaris schmidti* Dorm., eine Garneele der unterirdischen Gewässer des Karsts, augenlos. Der Gammaride *Niphargus puteanus* C. L. Koch fehlen die Augen gleichfalls. Auch zahlreiche Ameisengäste, wie z. B. *Claviger testaceus* Preyssl. und *Platyarthrus Hoffmannseggii* Brdt., ein myrmecophiler Isopod, haben — eine Folge ihres hypogäen Lebens — keine Augen mehr.

Bisweilen finden wir bei nahen Verwandten die feinsten Übergänge von vollkommenen Facettenaugen zu solchen, bei denen durch Nichtgebrauch dioptrische und perzipierende Elemente vollständig ver-

loren gegangen sind, so bei den Aselliden unter den Edriophthalmen oder Ringelkrebsen.

Die in Bächen und Tümpeln häufig anzutreffende gemeine Wasserassel (*Asellus aquaticus* L.) hat schwarz pigmentierte normal entwickelte Augen, bei Formen, die Schleusen und dergleichen Örtlichkeiten bevölkern, beobachten wir schon Anzeichen von Verkümmerung, bei den Asseln der Katakomben von Paris sind nach Viré (1897) die Augen nur noch durch kleine helle Pigmentflecke angedeutet und bei den Mitgliedern der echten Höhlenfauna endlich, wie z. B. der Grottenassel (*Asellus cavaticus* Schdte.) ist äußerlich keine Spur dieser Sinnesorgane mehr vorhanden.

In der Tiefsee ,wo die Crustaceen ähnlichen Bedingungen unterworfen sind wie im Dunkel der Höhlengewässer, treten die gleichen Erscheinungen auf. Wenn nicht durch Leuchtorgane der Mangel an Licht aufgehoben oder dadurch doch wenigstens die Sehorgane nicht völlig überflüssig geworden sind, stoßen wir hier ebenfalls auf bald stärker, bald schwächer degenerierte Augen. So haben nach Doflein (1903) Tiefseekrabben, die während ihrer ganzen Entwicklung von keinem Lichtstrahl getroffen werden, verkümmerte Sehorgane. Wo aber Leuchtorgane auftreten, da finden wir auch in Tiefen, in die nie ein Sonnenstrahl gelangt, wohlausgebildete, der Lebensweise der Tiere aufs genaueste angepaßte Facettenaugen, wie sie z. B. durch Chun (1893) von den Tiefseeschizopoden bekannt geworden sind.

Auch von den Orthopteren gilt, »daß Arten, deren Lebensbedingungen sich im Laufe der Zeiten verändert haben, so daß der Besitz von Augen keinen besonderen Wert mehr für sie hat, sie verloren oder doch auf einen unscheinbaren Rest zurückgebildet haben« (Weismann, 1895).

Unsere Schaben, ängstliche, erst am Abend auf Nahrung ausgehende Tiere, haben, wie die nächtlichen Forficuliden, noch große, aus breiten Facetten zusammengesetzte Augen, bei der zu den Ectobiinen gehörigen Höhlenform *Nocticola* jedoch sind lichtperzipierende Organe, da wertlos, nicht mehr vorhanden. Auch bei den saltatoren Gradflüglern können wir den innigen Zusammenhang von Licht und Facettenauge beobachten. Heuschrecken, die im Zwielicht von Grotten und in ähnlichen halbdunklen Verstecken angetroffen werden, wie *Troglophilus cavicola* Koll. und *Diestrammena marmorata* de Haan, besitzen vollkommene, wenn auch durch Anpassung an das Dämmerlicht im Bau von denen ihrer oberirdischen Verwandten etwas abweichende Facettenaugen. Formen aber, die ihr ganzes Leben im Finstern zubringen, wie

die in der Mammuthöhle Nordamerikas heimische *Raphidophora cavicola* sind blind. Ebenso hat bei der in Ameisenkolonien lebenden Grille *Myrmecophila acervorum* Panz. das Fehlen des Tageslichtes zur Rückbildung der Augen geführt. Während wir bei der nahestehenden an Waldrändern unter abgefallenem Laub, Reisig und Moos lebenden *Nemobius sylvestris* F. funktionsfähige gewölbte Facettenaugen antreffen, sind bei der Ameisengrille nur kleine, flache, kaum sichtbare Pigmentflecke zu finden, die wie SCHIMMER (1909) gezeigt hat, nur aus wenigen Augenkeilen bestehen, welche noch dazu durch die Rückbildung des lichtbrechenden Apparates deutlich beweisen, daß wir es hier mit funktionslos gewordenen Sehorganen zu tun haben.

Geruchsorgan und Facettenauge.

Ein zweiter für die Ausbildung der Facettenaugen sehr wichtiger Faktor, der häufig bei den Untersuchungen über ihre Gestaltung und Funktion nicht genügend Beachtung findet, ist die Korrelation zwischen Seh- und Geruchsorgan.

Auf Schritt und Tritt drängt sich uns der innigste Zusammenhang von Facettenaugen und Antennen, dieser beiden mit eigenen ganglionären Anschwellungen versehenen Hauptsinnesorgane der Arthropoden auf. Merkwürdigerweise sind Augen und Fühler nie gleich vollkommen, »das scheint in einem Organismus nicht erreichbar zu sein« (HESSE, 1910), sondern stets geht neben Vergrößerung und Verfeinerung der einen Verkleinerung und Verkümmerung der andern einher. Nur gleichzeitiges Studium beider läßt uns daher über ihre Entwicklung und biologische Bedeutung zu vollem Verständnis gelangen.

Mit Bestimmtheit kann man behaupten, daß, wo lange oder wenigstens reich mit Sinneshaaren besetzte Antennen vorliegen, die Augen nur schwach ausgebildet sind und von Differenzierungen in Doppelaugen nicht die Rede sein kann, umgekehrt aber bei vorzüglichen, leistungsfähigen Facettenaugen die Perzeptionsorgane für den Geruch nur eine sehr untergeordnete Rolle im Leben des Tieres spielen und daher wenig entwickelt sind.

Bei den blinden oder nur mit rudimentären Augen ausgestatteten höhlenbewohnenden Gliederfüßlern tritt uns diese Korrelation am auffälligsten und überzeugendsten entgegen. Durch Schwinden der Facettenaugen würden sie einer Waffe im Kampf ums Dasein verlustig gehen und den andern Tieren gegenüber im Nachteil sein, wenn nicht durch Vermehrung und Verfeinerung der Riech- und Tastorgane, deren Hauptträger bekanntlich die Fühler sind, dieser Mangel behoben würde.

Die augenlose Höhlengarneele *Troglocaris schmidti* Dorm. zeigt einen viel komplizierteren Bau der Fühler und Scheren als ihre Verwandte *Crangon vulgaris F.*, die augenbegabte gemeine Garneele der europäischen Meere. Auch bei den subterranen Crustaceen Neuseelands werden nach CHILTON (1894) die fehlenden Facettenaugen durch verbesserte Riechorgane ersetzt. Degeneration der Sehorgane bei den Tiefseekrebsen ist gleichfalls mit quantitativer und qualitativer Zunahme der Sinneshärchen verbunden. Ebenso hängt nach CHUN (1893) die mächtige Entwicklung des Spürapparates bei *Stylocheiron mastigophorum* und *St. chelifer* mit der Verringerung der Leuchtorgane zusammen. *Troglophilus cavicola* Koll. und *Diestrammena marmorata* de Haan haben im Gegensatz zu andern Locustiden facettenarme Komplexaugen, dafür aber den Körper sehr weit überragende, äußerst bewegliche Antennen.

Die Ameisengäste bekommen ebenfalls bei Rückbildung und Verlust der Augen — die Folge des lichtlosen Aufenthaltsorts — veränderte, leistungsfähigere Geruchsorgane. So sagt J. P. MÜLLER (1818) über den Mangel der Augen bei *Claviger testaceus* Preyssl., einem myrmecophilen Käfer, »eine weise Natureinrichtung kann sie diesen stets im Dunkel lebenden, das Licht des Tages vielleicht nie erblickenden Geschöpfen als überflüssig versagt und ihnen dagegen in ihren auf ganz eigene Weise gebauten starken Fühlern einen desto geschärfteren Geruch- und Gefühlsinn, der jenen des Gesichts hinlänglich bei ihnen ersetzt, gegeben haben«. Auch bei der Ameisengrille (*Myrmecophila acervorum* Panz.) tritt für das durch Verkümmerung der Augen verloren gegangene Sehvermögen eine stärkere Entwicklung der Fühler ein, wie ein Vergleich mit der freilebenden, ansehnliche normale Facettenaugen besitzenden *Nemobius sylvestris F.* lehrt.

Aber nicht nur diese extremen Fälle, schon ein flüchtiger Blick auf die verschiedenen Insektenordnungen läßt die gegenseitige Abhängigkeit von Geruchs- und Sehorgan klar zutage treten. Um nur einige Beispiele anzuführen, die Gattung *Formica* gehört nach FOREL (1910) »zu denjenigen Ameisen, die sich des bestentwickelten Gesichtssinnes erfreuen, und die sich bei ihren Expeditionen, vor allem auf diesen Sinn verlassen«, sie haben aber auch einen relativ wenig entwickelten Geruchssinn. Bei den Arbeitern der Termiten geht der geringeren Ausbildung der Facettenaugen eine größere Entwicklung des chemischen Sinnes parallel. Die Deuterocerebralganglien, von denen aus die Antennen innerviert werden, sind wie HOLMGREN (1909) angibt, »verhältnismäßig größer und enthalten auch eine absolut bedeutend größere Zahl Ganglienzellen als bei den Geschlechtsindividuen«.

Stets sind Insekten mit kurzen, unansehnlichen Fühlern im Besitz mächtiger, vorzüglicher Augen. Wo aber der Geruch die führende Rolle übernommen hat, sind die Augen klein und unscheinbar, das Sehvermögen stark vermindert.

Sehr deutlich tritt die Wechselbeziehung zwischen Facettenaugen und Antennen bei Formen auf, die Differenzierungen der Sehorgane aufweisen und beim Nahrungserwerb und Aufsuchen des andern Geschlechts ausschließlich von diesem Sinn geleitet werden. Hat als Anpassung hieran eine Teilung der Augen stattgefunden, so finden wir die Fühler auf einen ganz minimalen Rest zurückgebildet. Die Odonaten haben in ihren gewaltigen, auf dem Scheitel häufig zusammenstoßenden Netzaugen Facetten und Ommatidien von verschiedener Größe. Sie werden dadurch für das Bewegungssehen geeigneter, denn in raschem Flug fangen die räuberischen Libellen ihre Beute, und während des Fluges wird die Begattung vollzogen. Neben diesen großen, fast den ganzen Kopf einnehmenden Augen treten die winzigen, borstenförmigen, noch dazu unbeweglichen Antennen ganz zurück. Auch bei den Ephemeriden, die eine Teilung des Auges in Turban- und Seitenauge aufweisen, sind die Fühler nur klein und unansehnlich. Bei den durch geteilte Komplexaugen ausgezeichneten Dipteren finden sich gleichfalls nur schwach entwickelte, mit bloßem Auge kaum sichtbare Fühler, ebenso bei den Wasserwanzen, bei denen Bedaus Untersuchungen (1911) differenzierte Netzaugen ergaben.

Der Zusammenhang von Facettenaugen und Antennen läßt sich noch weiter verfolgen. Bekanntlich unterscheiden sich viele Insektenmännchen von den Weibchen durch größere, andersgestaltete Fühler oder Augen, da sie als der meist aktive Teil zum Aufsuchen des andern Geschlechts besserer Sinne bedürfen. W o wir nun einen sexuellen Unterschied im Bau der Geruchs- und Tastorgane beobachten, läßt sich ein geschlechtlicher Unterschied im Bau der Augen nicht konstatieren und umgekehrt. Fliegen, Libellen, Ephemeriden usw., bei denen der Gesichtssinn die führende Rolle im Leben spielt, bei den »Augentieren«, wie sie Forel (1910) bezeichnet, sind bei gleichen rückgebildeten Riechorganen die Augen der Männchen meist noch etwas umfangreicher und daher funktionsfähiger als die der Weibchen. So stoßen bei den Eintagsfliegen und Odonaten die Augen der Männchen oben auf dem Kopfe zusammen, während sie beim Weibchen noch durch einen Zwischenraum getrennt bleiben. Bei den Dipteren kommen Doppelaugen als biologische Anpassung und als Sexualcharakter nur den Brachyceren zu, nicht den langfühlerigen

Nematoceren. Bei den Culiciden, Chironomiden, Tipuliden und Cecidomyiden sind die Fühler geschlechtlich differenziert. Sind dagegen wie bei vielen Hymenopteren, Lepidopteren und Coleopteren die Fühler der beiden Geschlechter verschieden, bei den Männchen besonders kompliziert gebaut und reicher mit Geruchsorganen ausgestattet, dann treffen wir sicher bei Männchen und Weibchen auf gleich große und auch im feineren Bau übereinstimmende Facettenaugen. Es sind »Antennentiere«, die mit Hilfe des Geruchs ihre Nahrung und die Weibchen auffinden, bei denen sich dieser Sinn im Gegensatz zum Gesichtssinn als der plastischere erweist und sich den jeweiligen Bedürfnissen seines Trägers anpaßt.

Wie bei den Insekten sind natürlich auch bei den Crustaceen — einige Beispiele wurden schon genannt — unansehnliche Facettenaugen mit feinem Spürvermögen verknüpft und umgekehrt. Ein in doppelter Hinsicht interessantes Beispiel bietet sich uns in *Phronima sedentaria* Forsk., einem Amphipoden des Mittelmeeres, und soll daher nicht unerwähnt bleiben. Infolge der enormen Entwicklung der lichtperzipierenden Organe — beide Geschlechter besitzen typische im Scheitel zusammentreffende Doppelaugen — sind die beiden Antennenpaare des Weibchens ganz kurz und stark verkümmert. Beim Männchen jedoch haben sie sich, da eine stärkere Ausbildung der Sehorgane nicht Platz greifen konnte, auf einer höheren Stufe der Ausbildung erhalten, um ihm das Aufsuchen der Weibchen zu erleichtern.

Wie wenig oft diese innige Korrelation zwischen den beiden Hauptsinnesorganen beachtet wird, ersieht man z. B. daraus, daß Johnas (1911) in seiner Arbeit über die Facettenaugen der Schmetterlinge, die Differenzierung in ein Doppelauge, die reelle Folge biologischer Anpassung »seltsamerweise« vermißt. Geteilte Augen finden sich, wie allgemein bekannt sein dürfte, nur bei räuberischen oder sich in der Luft begattenden Formen, die Lepidopteren dürften aber wohl kaum einem andern Tier etwas zuleide tun, und zweitens wird durch die schon äußerlich leicht erkennbare Verschiedenheit der Fühlerentwicklung bei Männchen und Weibchen und mannigfach auftretende Duftorgane klar und deutlich dokumentiert, daß diese Insekten beim Aufsuchen des andern Geschlechts hauptsächlich vom Geruch geleitet werden, ein Suchen nach »Doppelaugen« und sexuellem Dimorphismus der Sehorgane infolgedessen ein vergebliches Unternehmen sein wird.

Auch Geyer (1912) hält daher bei seinen Untersuchungen über das Facettenauge der Hymenopteren umsonst nach typischen zweigeteilten Augen Ausschau. Denn schon mit bloßem Auge sichtbare

Differenzen im Bau der männlichen und weiblichen Fühler oder zum mindesten viel zahlreichere antennale Hautsinnesorgane im männlichen Geschlecht lassen vermuten, daß sich hier gleichfalls das Männchen zum Aufsuchen der Weibchen seiner Fühler bedient. Ferner lassen sich bekanntlich die Wespen bei der Nahrungssuche hauptsächlich vom Geruch leiten, und auch bei den Ichneumoniden dürfte wohl für das Auffinden ihrer oft sehr seltenen und tief im Holz lebenden Wirtstiere nur ein guter Geruchsinn in Frage kommen. Auch von den Ameisen ist erwiesen, daß Geruch- und Tastsinn sehr fein entwickelt sind, wogegen das Sehvermögen fast ganz zurücktritt. Schon aus der verschiedenen Größe der einzelnen Gehirnabschnitte geht dies hervor. Fühlernerv und Riechlappen haben im Gegensatz zum Nervus opticus und den Sehganglien eine viel mächtigere Ausbildung erreicht. Umgekehrt finden wir bei Dipteren und Odonaten die Augenganglien stark angeschwollen, die Riechlappen dagegen klein und unansehnlich.

Auch bei den meist von vegetabilischer Kost lebenden Orthopteren erweisen sich die Organe des chemischen und mechanischen Sinnes für die Nahrungssuche und zur Witterung der Weibchen von größerer biologischer Bedeutung als die Facettenaugen. Mannigfache Experimente von GRABER und NAGEL (1894) haben gezeigt, daß bei ihnen das Geruchsvermögen sehr stark entwickelt, oft über den ganzen Körper verbreitet ist. Unsre Küchenschabe, *Stylopyga orientalis L.*, der man den Kopf weggeschnitten hatte, reagierte noch deutlich auf Gerüche. Die langen, behaarten Reifen der Maulwurfsgrille sind ebenfalls, wie Versuche lehrten, für chemische Reize mehr oder minder empfindlich. Auch in den Kaudalanhängen des Heimchens, *Gryllus domesticus L.*, wurden zahlreiche geruchperzipierende Sinnesorgane gefunden. Wenn ihre Versuche auch vielleicht nicht ganz einwandfrei sein mögen, soviel dürfte sicher sein, daß bei den Geradflüglern den Augen nur eine untergeordnete Rolle zukommt.

Sehen wir von den Grylliden ab, so sind nur von den Mantiden, den Gottesanbeterinnen, differenzierte Netzaugen bekannt geworden. Es sind gefräßige, tagsüber auf der Jagd nach andern Kerbtieren befindliche Insekten. Durch schnellen Schlag ihrer Raubbeine fangen sie ihre Beute, müssen also befähigt sein, den Abstand von dem sich in ihrer gefährlichen Nähe niederlassenden Opfer richtig abzuschätzen. Demzufolge lassen sich am Auge große und kleine Facetten unterscheiden. Die mikroskopische Untersuchung lehrt ferner, daß das Auge aus Ommatidien von verschiedener Länge zusammengesetzt ist, die aber kontinuierlich ineinander übergehen. Zur Ausbildung typischer Doppel-

augen kommt es nicht. Sie besitzen auch noch wohlentwickelte, beim Männchen noch dazu stärkere Antennen. Bei *Polyspilota aeruginosa* G. var. *pustulata* Stoll., einer Fangheuschrecke Deutsch-Ostafrikas, fand ich z. B. die Fühler des Männchens doppelt so stark als beim Weibchen und mindestens ebenso lang, obgleich letzteres bedeutend größer ist. Eine Zwiegestalt der Geschlechter hinsichtlich der Netzaugen kommt somit in Wegfall.

Auch sonst ist bei den Orthopteren eine sexuelle Verschiedenheit in der Ausbildung der Facettenaugen bei beiden Geschlechtern, da überflüssig, nicht vorhanden. Schon aus der verschiedenen Gestaltung der Fühler bei Männchen und Weibchen läßt sich dies schließen. Nur dem Männchen eigene gekämmte Fühler bei gewissen Phasmiden, bei *Myrmecophila ochracea* Fisch., einer in Ameisenkolonien hausenden Grille, längere und reicher mit Sinnesorganen besetzte Fühler bei den Männchen der Psociden, Embiiden, Schaben und Heuschrecken — so werden bei *Tryxalis*, einem Acridier, beim Männchen 2000, beim Weibchen dagegen nur 1300 antennale Riechgruben gezählt — die Selbstverstümmelung der Fühler bei den Termiten nach dem Bau der Hochzeitskammer, bei einigen Arten wie Blattiden, Forficuliden und Phasmiden nur in einem Geschlecht auftretende Duftdrüsen, dies alles weist klar darauf hin, daß auch bei ihnen beim Aufspüren des andern Geschlechts der Geruch die Führung übernimmt.

Außerdem spielt bei den Geradflüglern der gut entwickelte Gehörsinn eine wichtige Rolle im Geschlechtsleben. Acridier, Locustiden und Grylliden sind, wie bekannt, am ausgeprägtesten von allen Insekten mit Stridulationsapparaten ausgestattet. Aus weiter Entfernung vermögen die Männchen durch ihr lautes Geigen die Weibchen zur Begattung anzulocken. Sie haben also nicht nötig, sie aufzusuchen, wenn auch nicht außer acht zu lassen ist, daß das Zirpen vielleicht mehr zur Erregung der Weibchen dient, denn sonst würde es doch wohl nicht gerade beim Anblick eines Weibchens besonders schrill und schmetternd, wie man leicht beobachten kann. Es würde dann mehr zu dem gaukelnden Flug liebesbedürftiger Faltermännchen, den Liebestänzen mancher Spinnen, dem Betrillern des Kopfes der Weibchen mit den Fühlern und ähnlichen Erscheinungen zu rechnen sein, die das Weibchen erregen und der Begattung zugänglich machen sollen. Auch das Männchen der Küchenschabe soll Töne produzieren, ebenso *Troctes pulsatorius*.

Aus alledem geht hervor, daß wir es bei den Gradflüglern mit typischen »Augentieren« nicht zu tun haben. Ich war demnach von

vornherein überzeugt, daß ich bei ihnen auf eigentliche Doppelaugen als Folge biologischer Anpassung nicht stoßen würde. Doch läßt natürlich auch bei den Orthopteren, wie bei den Hexapoden überhaupt, Bau und Größe der Facettenaugen, wenn auch oft nur in negativer Hinsicht, auf die Lebensweise seines Trägers einen Schluß zu. So sagt ESCHERICH (1906) von den Formiciden »Die absolute und relative Größe der Augen kann uns also sehr wohl Anhaltspunkte für die Biologie der betreffenden Ameisen geben«. Es bot daher — abgesehen von interessanten histologischen Ergebnissen — die Untersuchung der Facettenaugen der hemimetabolen Insekten von diesem Gesichtspunkte aus Anregung genug.

Bewegung und Facettenauge.

Außer dem Licht und der Entwicklung des Tast- und Geruchsinnes ist es die Bewegungsweise des Tieres, die zumeist in der Art der Nahrung und ihres Erwerbes begründet liegt, welche gestaltend auf die Facettenaugen einwirkt. »Für die Beurteilung der Leistungen, die dem Sehorgan obliegen, ist es nicht unwichtig, daß die beweglicheren Tiere innerhalb eines Verwandtschaftskreises meist auch die am höchsten ausgebildeten Augen haben« (HESSE 1910). Ob ein Insekt rasch von Ort zu Ort eilt und blitzschnell seine Beute oder das Weibchen erhascht oder wie viele Pflanzenfresser sich langsam und träge fortbewegt, spiegelt sich gleichfalls im Bau der Augen wieder. Je größer die Schnelligkeit, umso riesiger, umso schärfer sind die Facettenaugen. So kann es uns nicht wundernehmen, daß gerade die Flieger unter den Insekten die am stärksten gewölbten, vorzüglichsten, aus Tausenden von Einzelfacetten zusammengesetzten Augen besitzen. Zahl der Ommatidien und Sehschärfe müssen ja nach der Theorie des musivischen Sehens parallel gehen. Daher kommt es auch außer bei räuberischen fliegenden Formen oder sich hoch in der Luft begattenden Insekten nur noch bei den Wasserwanzen, ebenfalls typischen Räubern, die, wie z. B. *Notonecta glauca L.* mit kräftigen Stößen durch das Wasser schießen, zur Ausbildung von Doppelaugen. Und auch bei den Crustaceen, deren Schwimmbewegung nach NOTTHAFT (1886) »dem Fluge der Luftbewohner an Schnelligkeit hinreichend vergleichbar erscheint«, ist wiederum nur bei den rasch beweglichen, pelagisch lebenden Räubern eine Teilung des Auges eingetreten, nie aber bei Krustern, die auf dem Boden der Gewässer langsam ihrer aus Aas oder Vegetabilien bestehenden Nahrung nachgehen. Andrerseits finden wir — abgesehen von der Fauna subterranea — die stärkste Reduktion der Augen bei parasitisch lebenden

Insekten, die infolge der Leichtigkeit ihres Nahrungserwerbes usw. die Fähigkeit aktiver Ortsveränderung fast völlig eingebüßt haben.

Daß beim Laufen und der damit verbundenen geringeren Schnelligkeit die Zahl der Augenkeile abnimmt, zeigt ein Vergleich flugfähiger Insekten mit nichtfliegenden verwandten Formen. Stets ist bei letzteren die Zahl der Ommatidien bedeutend geringer. Aus der Menge der Beispiele seien nur einige wenige genannt.

Puliciphora lucifera, eine sich von Aas nährende Fliege des Bismarck-Archipels, unterscheidet sich nach Dahl (1897) von fast allen übrigen Phoriden durch den vollständigen Mangel der Flügel und Halteren und stark reduzierte Augen. Auch die flügellosen Dipteren der Kerguelen haben eine viel kleinere Facettenzahl als ihre geflügelten Verwandten. Die Käfergattung *Ptinella* Motsch tritt in zwei Formen auf, einer mit Augen versehenen, geflügelten und einer flügellosen, blinden. Das Männchen von *Lampyris* hat große, stark genäherte Facettenaugen, das flügellose Weibchen viel kleinere. Die Käfergattung *Rhipidius* Thunberg hat im männlichen Geschlecht auf dem Scheitel und auf der Unterseite des Kopfes zusammenstoßende Augen, bei dem Weibchen sind sie ganz winzig, letzterem fehlen aber auch die Flügel. Beim fliegenden Sandlaufkäfer wurden 3150, bei *Harpalus*, einem gleichgroßen Laufkäfer, der die Flugfähigkeit vollständig verloren hat, nur 700 Facettenglieder gezählt. Bei den Strepsipteren wie *Xenos rossii* Kirby ist das flugfähige Männchen durch große halbkugelige Facettenaugen ausgezeichnet, das in Hymenopteren schmarotzende, flügel- und beinlose, madenähnliche Weibchen dagegen ist blind. Ebenso liegen die Verhältnisse bei den Embiiden. »Die Netzaugen sind bei den geflügelten Männchen meist groß, öfters stark gewölbt und nierenförmig, mit großen convexen Facetten, bei den ungeflügelten Arten, sowie bei den Weibchen und Larven sind sie dagegen klein, flach, von mehr elliptischer Form, nur schwach nierenförmig, Facetten kleiner und flacher als beim geflügelten Männchen« (Krauss 1911). Die Arbeiterinnen unsrer einzigen Diebsameise *Solenopsis fugax* Latr. haben nur 6 bis 9 Ommen, die zugehörigen Männchen und Weibchen, bei denen die Begattung während des Hochzeitsfluges erfolgt, dagegen 400, bzw. 200. Bei *Eciton*-Arten, bei denen eine Kopulation in der Luft nicht stattfinden kann, da nur die Männchen im Besitz von Flügeln sind, weisen letztere stattliche Augen auf, die flügellosen Weibchen und die Arbeiterinnen sind aber blind. *Formica pratensis* Geer. besitzt im männlichen Geschlecht ungefähr 1200, im weiblichen 830 Augenkeile, bei den Arbeiterinnen setzen aber nur 600 Facetten das Auge zusammen. Immer-

hin im Vergleich zu den Arbeiterinnen andrer Ameisenarten eine verhältnismäßig stattliche Zahl. Sie sind aber auch viel lebhafter als diese. Die Bewegungsweise einer nahezu oder ganz blinden *Eciton*, »die sich durch fortwährendes Abtasten des Bodens dirigiert«, unterscheidet sich nach den Beobachtungen Forels (1910) auffällig »von der Art, wie die amerikanische Species der Gattung *Pseudomyrma* mit ihren großen Augen in kurzen raschen Anläufen und mit den exaktesten Bewegungen auf den Bäumen hin und herschießen, wobei sie sich mehr mittels der Augen, denn mittels ihrer Antennen dirigieren«. Sonst sind im allgemeinen für laufende Insekten die Netzaugen von geringer Bedeutung und Geruchs- und Tastorgane übernehmen meist die Führung. Ameisen mit lackierten Augen benehmen sich kaum anders wie gewöhnlich, auch die blinden Troglobien beweisen, daß zur Bewegung am Boden die Facettenaugen nicht unumgänglich nötig sind.

Anders bei der Bewegung in der Luft — hierzu sind die Facettenaugen unbedingt erforderlich. Der Geruch kann nur das Ziel — Nahrung, Weibchen oder Nest — bestimmen, die Facettenaugen dagegen sind es, wie aus eingehenden Beobachtungen, dem Verhalten geblendeter Tiere und der enormen Entwicklung der Augen gerade bei Lufttieren hervorgeht, »welche sowohl Fliegen als auch Schmetterlinge, Maikäfer, Libellen, Hummeln und Wespen bei ihrem Flug leiten. Damit allein erkennen sie die Gegenstände und ihren Weg in der Luft« (Forel 1910). Deshalb finden wir auch bei den schnellfliegenden Saturniiden neben einem hochentwickelten Geruchsinn im Vergleich zu andern ebenfalls nächtlich lebenden laufenden Insekten so scharfe, für das Sehen in der Dämmerung besonders geeignete Superpositionsaugen. Andrerseits müssen sich fliegende Insekten mit lichtschwachen Appositionsaugen wie die Bienen beeilen, noch vor einbrechender Dunkelheit den Stock zu erreichen. Überrascht sie die Dämmerung während des Fluges, so können sie sich nicht mehr orientieren und fallen total hilflos zu Boden. Aus dem gleichen Grunde rühren sich Libellen und Tagschmetterlinge nachts nicht von der Stelle.

Auch für die Bewegung in der Luft gilt, worauf schon Johannes Müller hingewiesen hat, daß die stärkere oder geringere Entwicklung des Flugvermögens in direktem Verhältnis zur Zahl der Augenkeile steht. Der gleichen Ansicht ist Notthaft (1886), »während andrerseits unter den Insekten im ausgebildeten Zustand nur diejenigen zur Flugbewegung gänzlich unfähigen Arten auch der Facettenaugen ermangeln, weiterhin die mit geringem Flugvermögen begabten verhältnismäßig kleine, grob angelegte Augen mit vergleichsweise unbedeutender

Facettenzahl aufweisen, hingegen die raschesten, gewandtesten und ausdauernder Flugbewegung fähigen, die am feinsten ausgebildeten und größten oft geradezu überraschend umfangreichen Facettenaugen besitzen, wie die Libellen, die Bremsen, die Schwärmer unter den Schmetterlingen u. a.«

Wir brauchen nur Männchen und Weibchen derselben Art miteinander zu vergleichen, um uns von der Wahrheit dieser Worte zu überzeugen.

Da das Weibchen infolge der Belastung des Abdomens durch die gewaltige Entwicklung der Ovarien meist in der Bewegung gehemmt wird, ist sein Flug schwerfälliger als der des leichteren, eleganteren Männchens. Das männliche Keimmaterial beansprucht nicht viel Raum. Wir finden daher bei vielen Dipteren, Ameisen, Apiden, Psociden, Embiiden u. a. bei den Weibchen flachere und facettenärmere Augen als bei den Männchen. Nicht etwa weil, wie unter anderm TÜMPEL (1901) meint, »die Männchen zum Aufsuchen der Weibchen zum Sehen besonders befähigt sein müssen«, dazu dient ihnen der verfeinerte Spürapparat. Die verschiedene Ausbildung der Facettenaugen hat seinen Grund nur in der leichteren Beweglichkeit, die stets mit einer höheren Entwicklung der Sinne verbunden ist. Größere Augen bei Drohne und Ameisenmännchen sind nicht etwa auf sexuelle Zuchtwahl zurückzuführen, sondern finden ihre Erklärung einzig und allein in der schnelleren, ungehinderten Bewegung. Am auffälligsten werden die Größenunterschiede der Augen von Männchen und Weibchen, wenn letztere infolge der übermäßigen Belastung mit Geschlechtsprodukten sich nicht mehr vom Boden erheben können, das Flugvermögen einbüßen und infolge des Nichtgebrauchs der Flügel verlustig gehen.

Von der innigen Beziehung, die zwischen Flug und Facettenauge herrscht, können wir uns auch bei den Termiten überzeugen. Hier sind gleichfalls nur die geflügelten Geschlechtstiere im Besitz von Facettenaugen, die flügellosen Soldaten und Arbeiter dagegen durchweg blind. Erst mit der letzten Häutung sind Flügel und Facettenaugen fertig. Dann schwärmen die Geflügelten, nach kurzem Flug suchen sie den Boden wieder auf, werfen die Flügel ab und — die Augen degenerieren. Nur für den kurzen Flug werden die Augen also angelegt, dann haben sie wie die Flügel ihre Schuldigkeit getan und werden dem Verfall preisgegeben. Einen schlagenderen Beweis, daß die Facettenaugen für das Leben in der Luft unbedingt nötig sind, kann es wohl kaum geben.

Es stellte sich sogar bei meinen Untersuchungen heraus, daß nicht

nur Flug und Ausbildung der Facettenaugen aufs innigste zusammenfallen, sondern daß wir zwischen Flugorganen und Facettenaugen eine gesetzmäßige Korrelation annehmen müssen. Hierdurch werden uns manche bisher völlig rätselhafte Erscheinungen erklärlich.

Facettenaugenlose Insekten sind stets flügellos, lassen nicht einmal Spuren von Flugorganen erkennen. Geflügelte Insekten dagegen sind ausnahmslos im Besitz von Facettenaugen. Treten Flügelanlagen auf, so erscheinen mindestens gleichzeitig Anlagen von Facettenaugen. Werden andrerseits die Flügel infolge des Nichtgebrauchs rudimentär, so nehmen auch die Facettenaugen nach und nach auffällig an Größe ab. Endlich können Facettenaugen, selbst unter Verhältnissen, wo sie völlig funktionslos geworden sind, nicht völlig schwinden, wenn die Flugwerkzeuge sich als sehr resistent erweisen und nicht gleichzeitig mit verkümmern. Hingegen müssen wieder die Flügel, auch wenn sie dem Insekt noch von Vorteil sein könnten, vollkommen degenerieren, wenn das Tier die Facettenaugen ganz zurückbildet.

Näher auf eine Erklärung dieser Verhältnisse einzugehen, verbietet sich bei dem Thema meiner Arbeit von selbst, nur will ich auf die bestehende Tatsache hingewiesen haben.

Wir brauchen nur einen flüchtigen Blick auf die verschiedenen Insektengruppen zu werfen, um uns von der Wahrheit des eben Gesagten zu überzeugen.

Der blinde *Hemimerus talpoides* Walk., *Myrmecophila acervorum* Panz., die augenlosen Soldaten, Arbeiter und Larven der Termiten, die blinden Arbeiterinnen und Weibchen der Ameisen, die Mallophagen mit ihren rudimentären Augen, die Siphunculaten, deren Netzauge auf ein Ommatidium reduziert ist, die Pupiparen, Nycteribiiden, Brauliden und Siphonapteren zeigen, soweit ihnen Netzaugen fehlen, keine Spur von Flügeln. Auch die Larven der Schmetterlinge, Käfer, Blattwespen usw., die nur Ocellen besitzen, bei keiner von ihnen stoßen wir weder auf Flügel, noch Flügelanlagen. Wohl aber bei manchen Larven hemimetaboler Insekten, diese besitzen aber auch Facettenaugen wie die Imagines.

Bei den Coleopteren handelt es sich natürlich nur um die innervierten häutigen Hinterflügel, die allein zum Fliegen dienen, auch sie fehlen den blinden Formen. So läßt bei *Claviger testaceus* Preyssl. schon der Mangel der Schulterbeule auf das Fehlen der Hinterflügel schließen. *Trechus* (*Anophthalmus*) *bilimeki* Sturm ist flügellos, desgleichen der

ebenfalls in den unterirdischen Grotten Krains hausende *Leptoderus* und *Lathrobium coecum.*

Erinnert sei auch an die augenlosen Weibchen vieler Insekten wie Embiiden, Strepsipteren, Psychiden, Blattläuse u. a., die im Gegensatz zu den augenbegabten zugehörigen Männchen durchweg der Flügel entbehren. Kurzum, Insekten ohne Facettenaugen sind ausnahmslos ungeflügelt.

Dagegen dürfte sich wohl kein geflügeltes Insekt finden, das Facettenaugen vermissen läßt, sollten auch nur spurenhafte Anlagen von Flügeln vorhanden sein. Die Nymphen der Termiten unterscheiden sich von den Larven durch den Besitz von Flügelanlagen und Facettenaugen. Verliert ein Termitenstaat König oder Königin, so können auch Arbeiter und Arbeiterlarven zum Ersatz herangezogen werden. Diese Ersatzgeschlechtstiere sog. »ergatoiden Individuen« zeichnen sich von den gewöhnlichen Arbeitern durch Flügelstummel und Augenanlagen aus. Treten bei der Arbeiterform dieser oder jener höheren Termite Flügelrudimente auf, so treffen wir sicher auch Augen an wie z. B. bei *Calotermes flavicollis* Fabr.

Einer Vergrößerung der Flugorgane geht stets eine stärkere Ausbildung der Sehorgane parallel, je mehr die Flügel entwickelt sind, dementsprechend sind auch die Facettenaugen größer und stärker gewölbt. Auf der andern Seite geht Hand in Hand mit der Verkümmerung der Flugorgane eine Verkleinerung der Facettenaugen. Ich erinnere nochmals an die verschiedene Ausbildung der Augen bei Männchen und Weibchen derselben Art, an gewisse Spinner und Spanner wie *Orgyia antiqua* L., bei denen die Facettenaugen der nur mit Flügelstummeln ausgerüsteten Weibchen bedeutend kleiner sind als die der zugehörigen Männchen. Schon Brunner von Wattenwyl (1908) beobachtete bei der Insektenfamilie der Phasmiden, daß mit schrittweiser Rückbildung der Hinterflügel die Facettenaugen kleiner und flacher werden. Miß Holliday beschreibt von der Ameise *Leptothorax emersoni* Wheeler 11 sogen. ergatogyne Zwischenformen, die einen vollständigen Übergang vom Weibchen zum Arbeiter darstellen, wo gleichfalls neben einem Kleinerwerden der Flügel und Flügelanlagen eine Reduktion der Facettenaugen einhergeht.

In den unterirdischen Grotten und Höhlen des mährischen Karsts finden sich neben augenlosen Käfern, die Folge dauernden Lichtmangels wie wir sahen, merkwürdigerweise auch solche, die obgleich echte und alte Höhlenbewohner, wie z. B. die Männchen der Gattung *Machaerites* u. a. trotz des Lebens in diesen lichtlosen Räumen, wenn auch etwas

kleinere, immerhin noch völlig intakte, funktionsfähige Augen besitzen. Die Erklärung LOEBS (1890) »es entwickeln sich also auch im ‚Dunkeln' bei männlichen Tieren leichter Augen als bei Weibchen« darf ich wohl übergehen. HAMANN »Europäische Höhlenfauna« (1896) kann sich diese Verschiedenheit in der Entwicklung der Facettenaugen nur so erklären, daß die Dunkelheit in den Höhlen keine absolute ist, sondern nur eine relative, daß »die Dicke der Wandungen, der Decken in vielen Höhlen, so in der Adelsberger Grotte, relativ nicht groß ist, so daß wirksame Lichtstrahlen, die unserem Auge nicht wahrnehmbar sind, hindurchdringen können«. Er selbst muß diese Ansicht als »abenteuerlich« bezeichnen. Trotzdem wird es ihm nur so verständlich, daß diese Käfer mit Augen versehen sind, »wenn sie nicht bei der Lebensweise, beim Nahrungserwerb Vorteile davon haben sollten. Nur für den Fall, daß ein Tier seine Nahrung mit Hilfe der übrigen Sinnesorgane, ohne Gebrauch der Augen, in gleicher Weise wie mit deren Gebrauch finden kann, würde meines Erachtens ein Grund für Rückbildung vorliegen, d. h. nicht die Finsternis an sich würde die erste Ursache zur Rückbildung der Sehorgane sein, sondern die Existenzbedingungen würden vielmehr eine Rückbildung zulassen, wenn die Lebensfähigkeit der Art nicht darunter leidet, also in letzter Hinsicht uns unbekannte, im Tiere liegende innere Faktoren«.

Ganz abgesehen davon, daß in diesen absolut dunklen Räumen die Augen völlig funktionslos sind, von irgendwelchem Sehen nicht die Rede sein kann oder von irgendwelchem Nutzen, den sie den Tieren beim Aufsuchen ihrer Nahrung oder der Weibchen bringen, wird die Untätigkeit, Wertlosigkeit der Facettenaugen noch einwandfrei dadurch dokumentiert, daß diese mit Augen versehenen Troglobien genau wie die andern blinden hypogäen Formen, mit denen sie zusammenleben, Verlängerung der Gliedmaßen, ein besser entwickeltes Geruchsvermögen, kurz alle die Charaktere besitzen, die wir sonst nur bei den augenlosen echten Vertretern der Fauna subterranea als Ersatz für das verloren gegangene Sehvermögen beobachten. Warum aber bilden dann diese Käfer nicht auch wie die andern Höhlenbewohner die Facettenaugen, da überflüssig, zurück? Warum finden wir dies rätselhafte Verhalten gerade nur bei den Käfern, die noch im Besitz von Flügeln sind? Denn abgesehen von dem Vorhandensein von Facettenaugen und Flügeln stimmen die Männchen von Machaerites in Größe, Körperform usw. mit den Weibchen vollkommen überein. Auch bei den Käfergattungen *Lathrobium* und *Ptinella*, die in zwei Formen, einer flügellosen und einer geflügelten, auftreten, fehlen nur der flügellosen

hypogäen Form Facettenaugen, die geflügelte besitzt selbst in den dunkelsten Höhlen wohlausgebildete Facettenaugen.

Höchst merkwürdig ist es doch auch, daß bei eintretender Reduktion der Facettenaugen bis zum völligen Schwunde auch gleichzeitig die Flügel rudimentär werden und verloren gehen. Ein Grund hierfür liegt nicht immer vor. Warum hat z. B. die blinde Heuschrecke der Mammuthöhle *Raphidophora cavicola* außer dem Sehvermögen auch die Flügel eingebüßt, während nahverwandte Locustiden der Oberwelt beides besitzen. Man sollte doch gerade meinen, wo die Männchen der Laubheuschrecken die Weibchen durch Töne, die sie durch Aneinanderreiben der Oberflügel erzeugen, zur Begattung anlocken, daß diese Zirporgane in der Dunkelheit der Höhlen nicht nur beibehalten, sondern mitsamt dem Gehör verfeinert und verschärft würden, aber gerade das Gegenteil tritt ein.

Alle diese rätselhaften Erscheinungen werden uns nur verständlich, wenn wir annehmen, daß zwischen Flug- und Sehorgan eine ganz gesetzmäßige Abhängigkeit besteht.

Schutzfärbung und Facettenauge.

In den »Geradflüglern Mitteleuropas« (1901) gibt Tümpel seiner Verwunderung Ausdruck, daß die Facettenaugen der Feldheuschrecken »obgleich sie Pflanzenfresser sind und daher nicht nötig haben, ihre Beute leicht zu erspähen«, ungewöhnlich groß sind. Auch die stumpfsinnigen, langsam von Blatt zu Blatt kriechenden Phasmiden, die noch dazu meist nur nachts ihrer Nahrung nachgehen, haben, wie z. B. die flügellose *Dixippus morosus* Br., wohlausgebildete Facettenaugen. Von Springen oder gar Fliegen kann bei ihnen nicht die Rede sein, auch nicht von irgendwelcher Brutpflege, denn wo sie gerade gehen und stehen, lassen sie ihre Eier fallen. Wozu bedürfen sie dann gutsehender Augen? Auch dieses und jenes andre Insekt hat merkwürdig große Facettenaugen.

Hier muß außer den bisher genannten die Ausbildung der Netzaugen hauptsächlich beeinflußenden Faktoren noch etwas andres wirksam sein. Und dies haben wir meiner Ansicht nach in der Schutzfärbung und dem eng damit verbundenen Farbwechsel zu suchen, die uns beide ganz besonders auffällig bei den Orthopteren entgegentreten.

Die Stabheuschrecken sind die bekanntesten Vertreter der Arthropoden, von einigen Crustaceen wie *Hippolyte varians* abgesehen, die wie Chamaeleonten, Cephalopoden und Schollen die Fähigkeit besitzen, ihre Färbung wiederholt, und zwar ziemlich schnell zu verändern und dem Ton ihrer jeweiligen Umgebung oft überraschend genau

anzupassen. So nimmt *Dixippus morosus* Br. tagsüber eine helle, je nach der Unterlage grüne oder braune Färbung an, die mit Eintritt der Dämmerung in relativ kurzer Zeit in eine dunkle übergeht, somit das Tier, das nachtsüber frißt, den Blicken der Feinde entzieht. Man sollte vermuten, da bei den Crustaceen z. B. *Hippolyte varians* nach Exstirpation der Augen die chromatische Funktion aufhört, daß auch bei den Insekten hierbei dem Auge eine große Rolle zukommt, daß es den Farbwechsel auslöst. Aber wie eingehende Beobachtungen zumal von STOCKARD, SCHLEIP u. a. gezeigt haben, ist dies scheinbar doch nicht der Fall. Die Verhältnisse liegen vielmehr ähnlich wie bei den genannten höheren Tieren mit chromatischer Funktion, wo die Pigmente direkt auf die verschiedenen Lichtreize reagieren. Immerhin scheinen die Facettenaugen wenigstens auf die Reaktionsgeschwindigkeit einen gewissen Einfluß haben. Nach STOCKARD (1908), der mit *Aplopus Mayeri* Versuche anstellte, reagierten geblendete Tiere auf Licht von verschiedener Farbe langsamer als normale. SCHLEIP (1910) konnte zwar bei *Dixippus morosus* Br. einen konstanten Unterschied in der Reaktionsgeschwindigkeit bei normalen und geblendeten Tieren nicht finden, doch hat er seine Untersuchungen über den Einfluß des Nervensystems auf die Farbänderung und die Rolle, die das Auge dabei spielt, noch nicht abgeschlossen. Daß bei der bekannten »Schutzstellung« der Stabheuschrecken, wo der Kopf zwischen die Vorderbeine zu liegen kommt, durch Höhlungen in den Beinen die Facettenaugen am Sehen nicht verhindert werden, scheint mir dafür zu sprechen, daß den Augen beim Farbwechsel doch eine gewisse Bedeutung zuzuschreiben ist. Vielleicht spielen auch die auffälligen karminroten Flecke an der Innenseite dieser Ausbuchtungen, über deren Bedeutung uns sonst jede Vermutung fehlt, eine Rolle dabei.

Klarer wird die Beziehung zwischen Schutzfärbung und Facettenauge bei den Insekten, die nur ein beschränktes Farbänderungsvermögen besitzen, wie bei Locustiden und Acridiern, die nur kurz nach jeder Häutung die Möglichkeit haben, den Farbton ihrer jeweiligen Umgebung anzunehmen.

Verschiedene Laubheuschrecken besitzen diese Fähigkeit, z. B. *Myrmecophana* Brunner, nach VOSSELER (1909) »eine der wunderbarsten Fälle der Nachahmung nicht allein unter den Locustodeen, sondern unter den Orthopteren, vielleicht sogar Insekten überhaupt.« Auch THOMAS (1892) beobachtete, daß Locustiden, die für gewöhnlich grün, auf verbrannter Heide den Ton dieser annahmen, und zwar behauptet er, daß »The eye produced by reflex action the change in the pigment

cells«. Vor allem aber sind durch VOSSELER (1903) von nordafrikanischen Feldheuschrecken zahlreiche Fälle von Anpassung bekannt geworden, die »jeden Zweifel an ihre Zweckmäßigkeit ausschließen, ebenso die Möglichkeit einer andern Deutung«. Auch bei ihnen ist die» sympathische Schutzfärbung keineswegs allgemein gehalten, weder bei der Larve noch bei der Imago, sie muß in Anbetracht der Verschiedenheit eine individuelle sein können und ist es in der Tat«. Sie sind imstande, sich nach jeder Häutung der Struktur und dem Farbton ihrer Umgebung aufs genaueste anzupassen, um ihren Feinden zu entgehen, so daß unter Umständen jedes Individuum eine andre Färbung und Zeichnung tragen kann. Angenommen, daß auch bei ihnen hierbei dem Auge keine besondere Rolle zufällt — Versuche in dieser Hinsicht sind noch nicht angestellt — vielmehr die Haut als »ideale chromophotographische Platte« wirkt, und das Auge wie bei *Aplopus Mayeri* den Farbwechsel nur beschleunigt, so bedürfen diese Insekten, bei denen »aus physiologischen und anatomischen Ursachen beim fertigen Insekt Farbveränderungen, wenn auch nicht ganz ausgeschlossen, so doch jedenfalls nur von untergeordneter Bedeutung sind, und die Funktion der Platte sich auf die Wiedergabe des Tones und der Struktur der Umgebung in der Zeit vom Abwerfen der letzten Larvenhaut bis zum Erhärten der neuen Chitindecke beschränkt«, aus einem ganz andern Grunde scharfer Augen.

Die Tiere müssen nun auch wirklich die Vorteile ausnützen, die ihnen ihre Färbung bietet, die schützende Umgebung muß beibehalten werden, soll die sympathische Färbung nicht gerade das Gegenteil bewirken. In einem andern Milieu würde das Insekt nur um so auffälliger sein und nur zu leicht eine Beute seiner Feinde werden. Verläßt ein Tier aus diesem oder jenem Grunde die deckende Umgebung, so muß es versuchen, möglichst bald wieder sich auf einer solchen niederzulassen. Daß dies in der Tat geschieht, hat VOSSELER ebenfalls einwandfrei beobachtet. Er schreibt, »die geringe Größe der tingierten Bodenstücke brachte es mit sich, daß deren Bewohner bei der Flucht vor dem Netz über deren Grenzen hinaus in den hellen Sand flogen. Meine Freude über die soviel vermehrte Sichtbarkeit und erleichterte Möglichkeit des Fanges wurde stets sehr bald gedämpft. So schnell als möglich schwirrten die mit der Umgebung in krasser Disharmonie stehenden Exemplare in die Höhe, um sich wieder auf ihrem alten Plätzchen einzufinden. Zur Bestätigung dieser Beobachtung trieb ich wiederholt die Tiere aus den Bezirken, nach denen sie gefärbt waren, weg, sie kehrten ausnahmslos dorthin zurück. Sie verhalten sich darin anders als die

Bewohner des Sandes, die sich lange nach einer Richtung forttreiben lassen«. Auch die Eigentümlichkeit dieser mimetischen Formen, daß sie bei drohender Gefahr nicht sofort ihr Heil in der Flucht suchen, trotzdem sie gute Flieger und Springer sind, eine Beobachtung, die wir auch bei unsern einheimischen Feld- und Laubheuschrecken machen können, erweckt den Eindruck, »als vertrauten die Tiere dem durch das Maskenkleid bewirkten Schutz bedeutend mehr als ihrem Fluchtvermögen«.

Auch Phasmiden suchen — vom Farbwechsel abgesehen — eine ihnen ähnliche Umgebung auf. Bei der Stabheuschrecke *Aplopus Mayeri*, deren Männchen grün, die Weibchen mehr braun sind, konstatierte Stockard (1908), daß erstere unter den Blättern ihrer Futterpflanze *Suriana maritima* Schutz suchten, letztere dagegen sich am braunen Stamm aufhielten. Ebenso hat *Dixippus morosus* Br. nach Meissner (1909) eine gewisse Neigung auf sympathisch gefärbter Unterlage zu ruhen, und Krause »Über grüne und braune Individuen bei *Mantis religiosa* L.« (1911) beobachtete, daß hier gleichfalls »die meisten Tiere eine ihnen ähnlich gefärbte Unterlage wählen.«

Die passende Umgebung beizubehalten und immer wieder aufzusuchen, dazu bedürfen die Insekten aber guter Augen, ganz gleich, ob ihnen »ein Bewußtsein ihrer Färbung und das Vermögen absichtlich darnach die Umgebung zu wählen, zugeschrieben werden darf«, oder ob der Vorgang ein rein instinktiver, d. h. vom Willen und Bewußtsein des Tieres unabhängiger ist. Im Hinblick auf die Schutzfärbung wird uns die ungewöhnliche Größe der Facettenaugen auch nächtlich lebender, schwerfälliger und pflanzenfressender Insekten verständlich.

Stets finden wir, »daß die Anpassung der Augen an das Bedürfnis der betreffenden Art eine überaus genaue ist« (Weismann), so daß umgekehrt Bau und Größe der Facettenaugen auf die Biologie seines Trägers einen sicheren Schluß zuläßt.

Schluß.

Die postembryonale Entwickelung der Facettenaugen bei den Hemimetabolen.

Während die Imagoaugen der hemimetabolen Orthopteren und Termiten im Prinzip die gleiche Ausbildung aufweisen wie die Facettenaugen der holometabolen Insekten, nur insofern ein Unterschied besteht, als bei den Orthopteren noch ungemein häufig eine zweischichtige Retinula auftritt, ein primitiver Charakter wie ein Blick auf die Aptery-

gotenaugen lehrt, stellte es sich im Laufe der Untersuchungen heraus, daß die Facettenaugen der Larven durchaus nicht den Facettenaugen der Imagines gleichzusetzen sind, wie es bisher allgemein geschah. Weder der Bau der einzelnen Facettenglieder, noch ihre Zahl stimmt mit denen im Imagoauge überein, selbst die äußere Form kann verschieden sein, besitzen doch sogar in extremen Fällen die Larven überhaupt noch keine Facettenaugen. Die Entwicklung der Facettenaugen der hemimetabolen Insekten zerfällt vielmehr deutlich in einen embryonalen und postembryonalen Abschnitt, und auf letzteren möchte ich am Schluß noch mit ein paar kurzen Worten eingehen.

Die Zahl der Facetten nimmt von Häutung zu Häutung zu, und diese Vermehrung wird dadurch ermöglicht, daß sich an der Dorsalseite der Facettenaugen wie bei den Crustaceen eine Zuwachszone befindet, von der aus die Vermehrung der Ommen während der Larvalentwicklung vor sich geht. Noch am Imagoauge hebt sie sich von der fertigen Augenpartie ab. Ventral haben wir demnach die ältesten Ommatidien vor uns, dorsal die jüngsten, und so läßt sich an ein und demselben Auge die Bildung des Rhabdoms, des Kristallkegels, die distalwärts fortschreitende Pigmentierung, die entstehende Facettierung der Cornea usw. wenigstens in groben Zügen verfolgen, die sich völlig mit der Genese der Facettenaugen bei den Holometabolen deckt.

Bemerkenswert ist vor allem das Verhalten der Corneagenzellen (Hauptpigmentzellen), die sich auf frühen Larvenstadien zwischen Cornea und Sempersche Zellen einschieben, und das ihrer Kerne, die anfangs noch dicht unter der Cornea gelegen allmählich proximalwärts wandern. Den Grund für dieses auffällige Verhalten haben wir in den während der larvalen Entwicklung stattfindenden Häutungen zu suchen, die uns auch erklären, warum bei den Crustaceen im Gegensatz zu den Insekten die Corneagenzellen zeitlebens zwischen Cornea und Kristallkegel liegen.

Die Crustaceen häuten sich bekanntlich auch nach Erlangung der Geschlechtsreife in bestimmten Zwischenräumen. Bei ihnen müssen daher die corneagenen Zellen immer wieder in Funktion treten, und so wird ihre dauernde distale Lage verständlich.

Die Insekten dagegen häuten sich nur als Larven, nicht als Imagines. Mit der Ausscheidung der imaginalen Cornea haben die corneagenen Zellen ihre Schuldigkeit getan und werden funktionslos. Sie rücken mit ihren Kernen an das proximale Kegelende und umhüllen den Kristallkegel, zumal aber den Übergang von Kegel und Rhabdom mit einem dichten Pigmentmantel. Es vollzieht sich bei diesem

Übergang der Corneagenzellen zu Hauptpigmentzellen kein eigentlicher Funktionswechsel. Alle Elemente des Facettenauges außer den im Wege der axial einfallenden Lichtstrahlen liegenden corneagenen und SEMPERschen Zellen führen Pigment, das gar nicht in den Zellen selbst seine Entstehung nimmt.

Daß die corneagenen Zellen bei den Insekten sekundär zu Hauptpigmentzellen — besser wäre die von PHILLIPPS (1905) geprägte Bezeichnung »Corneal Pigment Cells« — werden, ist meiner Ansicht nach darin begründet, daß die Insekten infolge der größeren Lichtintensität einer besseren optischen Isolierung der Ommatidien gegen seitlich einfallende Lichtstrahlen bedürfen als die wasserbewohnenden Crustaceen. Die Ommen werden für einen bestimmten Reiz spezialisiert, es entstehen die lichtschwachen Appositionsaugen. Die meisten Krebse dagegen besitzen Superpositionsaugen, mit denen bei Verzicht auf eine scharfe Formrezeption eine rationellere Ausnutzung der Lichtintensität erzielt wird.

Ist aber bei Insekten ein solcher Schutz nicht nötig, sollen vielmehr Lichtstrahlen aus den verschiedensten Richtungen zu den Sehzellen gelangen, so behalten die corneagenen Zellen ihre ursprüngliche Lage bei. Diesen Fall finden wir im Frontauge des Männchens von *Cloëon dipterum* L. vertreten. Mit der niedrigen Stellung der Ephemeriden unter den pterygoten Insekten, wie HESSE meint, hat es absolut nichts zu tun. Alle übrigen Behauptungen über das Vorkommen sogenannter Corneagenzellen im Imagoauge von Insekten beruhen auf falscher Beobachtung und sind von mir bei den betreffenden Insektengruppen zurückgewiesen wurden.

JOHANSEN (1893) sucht die Unabhängigkeit des Auftretens der Facettenaugen bei den Crustaceen und Insekten vor allem durch den Hinweis wahrscheinlich zu machen, »daß bei den Crustaceen meist ein besonderes Zellenlager auftritt, das die Cornealinsen ausscheidet, während bei den Tracheaten etwas derartiges nicht vorzukommen scheint und ein und derselbe Zellenkomplex, die SEMPERschen Zellen, die Ausscheidung der Cornealinsen und der Kristallkegel besorgt«. Dieser Einwand gegen eine gemeinsame Entstehung der Crustaceen- und Insektenaugen ist auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials nicht mehr stichhaltig. Die Facettenaugen der branchiaten und tracheaten Arthropoden stimmen auch in diesem Punkte vollkommen überein.

Leipzig, im Januar 1914.

Literaturverzeichnis.

K. Absolon, Über einige teils neue Collembolen aus den Höhlen Frankreichs und des südlichen Karstes. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1901.

E. Berger, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878.

A. Berlese, Gli Insetti. Mailand 1909.

K. Brunner v. Wattenwyl und J. Redtenbacher, Die Insektenfamilie der Phasmiden. Leipzig 1908.

P. Buffa, Contributo allo studio anatomico della Heliothrips haemorrhoidalis Fabr. Riv. Pat. Veget. Firenze. Jahrg. 7. (Ref.)

E. Bugnion, Le Termite noir de Ceylan, Eutermes monoceros Koen. Ann. Soc. Ent. France. T. LXXVIII. 1909.

E. Bugnion und N. Popoff, Les Calotermes de Ceylan. Mém. Soc. Z. France. Jahrg. 23. (Ref.)

J. Carrière, Die Sehorgane der Tiere. München u. Leipzig 1885.

— Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. Bd. IX. 1886.

Ch. Chilton, Subterrean Crustacea of New Zealand, with some general remarks of the fauna of caves and wells. Trans. Linn. Soc. London. Vol. VI. 1894.

C. Chun, Leuchtorgan und Facettenauge. Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1893.

— Atlantis. Biblioth. zool. Hft. 19. 1896.

E. Claparède, Zur Morphologie des zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. 1860.

F. Dahl, Puliciphora, eine neue, flohähnliche Fliegengattung. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.

R. Demoll, Über eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge, sowie über eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol. Bd. CXXIX. 1909.

— Die Physiologie des Facettenauges. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. II. 1910.

— Über die Wanderung des Irispigments im Facettenauge. Zool. Jahrb., Abt. Physiol. Bd. XXX. 1911.

W. Dietrich, Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.

G. Dimmock, Curious habits of Forficula auricularia. Psyche. Bd. IV. 1884. (Ref.)

F. Doflein, Die Augen der Tiefseekrabben. Biol. Centralbl. Bd. XXIII. 1903. (Ref.)

G. Enderlein, Über die Morphologie und systematische Stellung der Corrodentien. Zool. Anz. Bd. XXVI. 1903.

K. Escherich, Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig 1906.

— Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig 1909.

— Termitenleben auf Ceylon. Jena 1911.

S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien 1891.

A. Forel, Das Sinnesleben der Insekten. München 1910.

A. Forel und H. Dufour, Über die Empfindlichkeit der Ameisen für Ultraviolett und Röntgensche Strahlen. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. XVII. 1903.

K. v. Frisch, Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. 1908.

K. Geyer, Beitrag zur Kenntnis der Facettenaugen der Hymenopteren. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.

C. Gottsche, Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Arch. Anat. Physiol. Jahrg. 1852.

V. Graber, Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitzb. Akad. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl. Bd. LXXXVII. 1883.

B. Grassi und A. Sandias, The constitution and development of the society of termites; Observations on their habits; with appendices on the Parasitic Protozoa of the Termitidae and on the Embiidae. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. XXXIX. 1896. (Ref.)

H. Grenacher, Zur Morphologie und Physiologie des facettierten Arthropodenauges. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1875.

— Untersuchungen über das Arthropodenauge. Beil. klin. Monatsbl. Augenheilk. Jahrg. 15. 1877.

— Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

O. Hamann, Europäische Höhlenfauna. Jena 1896. (Ref.)

J. Hansen, Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna von Kamerun. 3. On the structure and habits of Hemimerus talpoides Walk. Entom. Tidskrift. Jahrg. 15. 1894.

C. Herbst, Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. III. Weitere Versuche mit total exstirpierten Augen. IV. Versuche mit teilweise abgeschnittenen Augen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. IX. 1900.

— Desgl. VI. Die Bewegungsreaktionen, welche durch Reizung der heteromorphen Antennulae ausgelöst werden. Ibid. Bd. XXX. 1910.

R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901.

— Desgl. VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ibid. Vd. LXXII. 1902.

— Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908.

— Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig. u. Berlin 1910.

R. Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearb. Jena 1895.

— Über die Lebensweise von Hemimerus (Orth.). Deutsche Entom. Z. Jahrg. 1911.

N. Holmgren, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten. Anat. Anz. Bd. XX. 1902.

— Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten. Ibid. Bd. XXI. 1902.

— Studien über südamerikanische Termiten. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. XXIII. 1906.

N. Holmgren, Termitenstudien. I. Anatomische Untersuchungen. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. Vol. XLIV. 1909.

H. Johansen, Über die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa. Zool. Anz. Bd. XV. 1892.

— Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. VI. 1893.

W. Johnas, Das Facettenauge der Lepidopteren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XCVII. 1911.

G. Joseph, Über das Zusammentreffen von teilweisem und gänzlichem Lichtmangel mit Lageveränderung, Verkleinerung, Verkümmerung, Vermehrung der Zahl, Verlust und Ersatz der Sehorgane. Entom. Monatsbl. Berlin. Jahrg. 1. 1876.

O. Kirchhoffer, Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. Biontol. Bd. II. 1908.

— Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von Dermestes vulpinus F. I. Teil. Die Entwicklung des Komplexauges. Arch. Naturg. Jahrg. 76. Bd. I. Hft. 2. 1910.

W. Kobelt, Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902.

J. Kolazy, Über die Nahrung der Gryllotalpa vulgaris L. Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. Bd. XXI. 1871.

H. Krause, Über grüne und braune Individuen bei Mantis religiosa L. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. VII. 1911.

H. Krauss, Monographie der Embien. Biblioth. zool. Hft. 60. 1911.

W. La Baume, Beobachtungen an lebenden Phasmiden in der Gefangenschaft. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. IV. 1908.

Ch. Lespès, Recherches sur l'organisation et les mœurs du Termite lucifuge. Ann. Sc. Nat. Zool. T. V. 1856.

F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1855.

— Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.

E. Link, Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XXVII. 1909.

J. Loeb, Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890.

O. Meissner, Biologische Beobachtungen an der indischen Stabheuschrecke, Dixippus morosus Br. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. V. 1909.

F. Müller, Beiträge zur Kenntnis der Termiten. I. Die Geschlechtsteile der Soldaten von Calotermes. II. Die Wohnungen unsrer Termiten. III. Die Nymphen mit »kurzen Flügelscheiden« usw. Ein Sultan in seinem Harem. Jenaische Zeit. Bd. VII. 1873.

— Desgl. IV. Die Larven von Calotermes rugosus Hag. Ibid. Bd. IX. (N. F. 2). 1875.

J. Müller, Beiträge zur Naturgeschichte der Gattung Claviger. Germars Mag. d. Entom. Bd. III. 1818.

J. Müller, Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und den Crustaceen. Arch. Anat. Physiol. Jahrg. 1829.

A. Nagel, Vergleichend physiolog. und anatom. Untersuchungen über den Geruch- und Geschmacksinn und ihre Organe. Biblioth. zool. Hft. 18. 1894.

B. Němec, Über einige Arthropoden aus der Umgebung von Triest. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. Bd.. XLVII. 1897.

J. NOTTHAFT, Die physiologische Bedeutung des facettierten Insektenauges. Kosmos. Bd. I. 1886.

L. OVERZIER, Das Auge, seine Morphologie und physiologische Bedeutung in den einzelnen Tierklassen. Gaea. Vol. X. 1874.

A. S. PACKARD, The cave fauna of North America, with remarks of the anatomy of the brain and origin of blind species. Mem. Nat. Acad. Sc. Washington Vol. IV. 1888.

— A Textbook of Entomology. New York 1903.

W. PATTEN, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Vol. VI. 1886.

N. PETROFF, Etwas über die Maulwurfsgrille. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. Vol. XL. 1867.

E. F. PHILIPPS, Structure and development of the compound eye of the Honey bee. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. LVII. 1905.

W. PLOTNIKOW, Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904.

H. PRZIBRAM, Die Lebensgeschichte der Gottesanbeterinnen (Fang-Heuschrecken). Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. III. 1907.

B. ROSENSTADT, Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Decapoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

O. SCHENK, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XVII. 1903.

F. SCHIMMER, Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung Myrmecophila Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII. 1909.

W. SCHLEIP, Der Farbwechsel von Dixippus morosus (Phasmidae). Zool. Jahrb., Abt. Physiol. Bd. XXX. 1910.

F. SILVESTRI, Ergebnisse biologischer Studien an südamerikanischen Termiten. Allg. Z. Entom. Bd. VII. 1902.

R. DE SINÉTY, Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule. T. XIX. 1901. (Ref.)

Y. SJÖSTEDT, Monographie der Termiten Afrikas. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. Vol. XXXIV. 1900.

— Nachtrag hierzu. Ibid. Vol. XXXVIII. 1904.

M. J. STEELE, Regeneration in compound eyes of Crustacea. Journ. Exp. Zool. Baltimore. Vol. V. (Ref.)

M. STEFANOWSKA, La disposition histologique du pigment dans les yeux des arthropodes sous l'influence de la lumière et de l'obscurité complète. Rec. Zool. Suisse. T. V. 1892.

CH. R. STOCKARD, Habits, reactions and mating instincts of the "walking stick", Aplopus Mayeri. Carnegie Inst. Washington Publ. Nr. 103. 1908. (Ref.)

R. H. THOMAS, Protective Mimicry. Nature. Vol. XLVI. 1892.

R. TÜMPEL, Die Geradflügler Mitteleuropas. Eisenach 1901.

K. W. VERHOEFF, Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren, nebst biologisch-physiologischen Beiträgen. Nova Acta. Bd. LXXXIV. 1905.

K. W. Verhoeff. Über Dermapteren. VI. Zur Biologie europäischer Ohrwürmer. Biol. Centralblatt. Bd. XXIX. 1909.

A. Viré, Remarques sur les organes des sens du Sphaeromides Raymondi n. s., du Stenasellus Virei n. s., et de quelques asellides. Compt. Rend. T. CXXV. 1897.

J. Vosseler, Körperbedeckung der Insekten. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 50. 1894.

— Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens. II. Teil. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. XVII. 1903.

— Einiges über Hemimerus und seine Wirtstiere. Zool. Anz. Bd. XXXI. 1907.

— Die Gattung Myrmecophana Brunner. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. XXVII. 1909.

A. Weismann, Wie sehen die Insekten? Deutsche Rundschau. Bd. LXXXIII. 1895.

W. M. Wheeler, On the founding of colonies by Queen Ants, with special reference to the parasitic and slave-making species. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. XXII. 1906.

H. Wünn, Beobachtungen über eine in Mitteleuropa eingeschleppte Höhlenheuschrecke. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. V. 1909.

F. Zacher, Beitrag zur Kenntnis der Orthopteren Schlesiens. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. III. 1907.

C. Zimmer, Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärungen:

bm, Basalmembran;
c, Cornea;
G.I, erstes oder peripheres Opticusganglion;
G.II, zweites Opticusganglion;
G.III, drittes Opticusganglion;
k, Kristallkegel;
kk, Kristallzellkern;
l, Ligament;
no, Nervus opticus;
P, Hauptpigmentzelle;
p, Nebenpigmentzelle;
Pzk, Hauptpigmentzellkern;
pzk, Nebenpigmentzellkern;
re, Retinula;
rh, Rhabdom;
rpzk, Retinapigmentzellkern.

Tafel IV.

Fig. 1. Ommatidium aus dem Auge von *Stylopyga orientalis* L. ♀ im Längsschnitt. Oc. 4, Obj. 4.

Fig. 2. Mehrere Ommatidien aus dem Auge von *Mantis religiosa* L. (Larve) im Längsschnitt. Oc. 4, Obj. A.

Fig. 3. Totalbild des Auges von *Dixippus morosus* Br. ♀. Oc. 1, Obj. 4.

Fig. 4. Vier Ommatidien aus dem Auge von *Caloptenus italicus* L. ♂ im Längsschnitt.

Fig. 5. Totalbild des Imagoauges von *Termes dives* Hagen. Oc. 1, Obj. A.

Fig. 6. Totalbild des Auges der Königin von *Termes bellicosus* Sm. Oc. 1, Obj. A.

Untersuchungen über den Bau der Gehörorgane von Tiefseefischen.

Von

Georg Bierbaum

aus Neugersdorf (Sachsen).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 17 Figuren im Text und Tafel V u. VI.

Inhaltsverzeichnis.

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Nachdem ich mich im Laufe des Sommersemesters 1912 an einigen Cyprinodonten sowie an *Amiurus nebulosus* Lesueur in die Technik des Schneidens eingearbeitet hatte und nachdem ich auch auf Grund meiner weitgehenden Literaturstudien mit dem Gebiete des Gehörorganes der Fische vertraut geworden war, riet mir Herr Professor Dr. Chun zu Beginn des Wintersemesters 1912/13, an Tiefseefischen die anatomischen Verhältnisse dieses Organsystems genaueren Untersuchungen zu unterziehen. Durch die große Bereitwilligkeit, mit welcher er mir das zum Teil äußerst kostbare Material der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer »Valdivia« (1898/99) zur Verfügung stellte, ferner durch seine Bemühungen, von Messina

und von Dr. Hjort-Bergen weiteres Material für mich zu beschaffen, und nicht zum wenigsten durch sein allezeit tätiges Interesse und die liebenswürdige Förderung, welche er meinen Untersuchungen zuteil werden ließ, verpflichtete er mich zu herzlichstem Danke, den ich ihm hierdurch aussprechen möchte. In zweiter Linie gilt mein Dank Herrn Professor Dr. Brauer-Berlin, der mir in zuvorkommendster Weise sein reiches Material von Schnittserien durch Tiefseefische zur Bearbeitung überließ und mich dadurch in den Stand setzte, meine Untersuchungen auch auf Tiere auszudehnen, die mir wegen ihrer großen Seltenheit sonst nicht zugänglich gewesen wären. Von den übrigen Dozenten des Leipziger Zoologischen Instituts will ich vor allem Herrn Dr. med. et phil. O. Steche an dieser Stelle warm dafür danken, daß er in stetem Interesse an der vorliegenden Arbeit mich durch wertvolle Anregungen und Ratschläge unterstützte.

Einleitung.

Unsre Kenntnisse vom Gehörorgan der Fische zum ersten Male in umfassender Weise dargestellt zu haben, ist das unumstrittene große Verdienst des schwedischen Anatomen Gustaf Retzius, welcher im Jahre 1881 den ersten Band seines klassischen, die ganze Wirbeltierreihe umspannenden Werkes unter dem Titel: »Das Gehörorgan der Fische und Amphibien« herausgab. Er gibt darin einleitend einen historischen Rückblick auf die bisherigen Arbeiten dieses Gebietes und — wenn ihm auch kleinere unbedeutende Abhandlungen dabei entgangen sind — macht er es damit überflüssig, hier näher auf diese älteren Forschungen einzugehen. Seine meisterhafte Darstellung und nicht zuletzt seine wundervollen Abbildungen sind für jeden, der sich eingehender mit der Anatomie des Gehörorganes der Fische beschäftigen will, noch heute vor allem maßgebend. Und welche Fülle von Anregungen hat er damit der Wissenschaft gegeben! Zunächst lieferte er selbst schon in seinen »Biologischen Untersuchungen« viele Beiträge zum histologischen Aufbau des Gehörorgans, förderte dadurch die Kenntnis vom inneren Bau des Labyrinthes und eröffnete ein weites Arbeitsfeld, das die alten Forschungen wohl infolge des Mangels an ausreichenden optischen Apparaten späteren Zeiten überlassen mußten. Unmöglich ist es, alle die Arbeiten aufzuzählen, die der Klärung dieser Frage nachgegangen sind, einer Frage, mit welcher dann der Streit um Neuronentheorie und Fibrillartheorie vor allem in den letzten beiden Dezennien eng sich verknüpfte. Zum andern gehen aber auch die

nicht minder zahlreichen physiologischen Untersuchungen am Gehörorgan der Fische auf Retzius zurück, da er eben erst die für die Physiologen so wichtigen anatomischen Unterlagen gegeben hatte.

Neben diesen beiden Forschungszweigen ist nun die anatomische Seite des Gehörorgans der Fische ziemlich vernachlässigt worden; denn nur wenige neuere Arbeiten sind auf diesem Gebiete zu verzeichnen.

Von diesen Untersuchungen der Folgezeit, soweit sie die Teleostier betreffen (denn nur diese habe ich näher verfolgt und nur diese bitte ich zu verstehen, wenn ich von »Fischen« schlechthin spreche), ist zunächst M. Joannes Chatin zu nennen, der (82) in seiner »Contribution à l'étude anatomique de la Lagena chez les Vertébrés anallantoidiens« zwar keine neuen Tiere gegenüber Retzius zur Untersuchung heranzog, immerhin aber auf einige vergleichend-anatomische Gesichtspunkte das Augenmerk lenkte. Er untersuchte das Verhältnis vom Sacculus zur Lagena (bei *Scomber*, *Trigla*, *Gasterosteus*, einigen *Perca*-Arten, *Mullus*, *Solea* und *Anguilla*) mit den dazu gehörenden Nerven und sagt am Schluß seiner Ausführung von der Lagena »que celle-ci par ses relations générales et par sa structure intime, doit être regardée comme le réprésentant de la cochlée des animaux supérieurs«.

Ihm folgte im gleichen Jahre (82) Jeffery T. Parker, der auf ein Gebiet einging, welches zum ersten Male von dem alten Leipziger Anatomen Ernst Heinrich Weber behandelt wurde. Er beschäftigte sich mit den Beziehungen von Schwimmblase und Gehörorgan von *Lotella Bacchus*. Leider war mir diese Arbeit, wie auch eine spätere von M. James Beattie (91), welche die Anatomie dieses Tieres zum Gegenstande hat, nicht zugänglich.

Ich will hier gleich anschließend die Arbeiten erwähnen, welche ebenfalls den Beziehungen von Weberschem Apparat, Schwimmblase und Gehörorgan gewidmet waren; so Wright, der in der großzügig angelegten Monographie über *Amiurus catus* (84) einen neuen Beitrag zur Anatomie des Gehörorgans lieferte. Ridewood (92) studierte unter demselben Gesichtspunkte die britischen Clupeiden (*Clupea harengus* L., *C. pilchardus* Walb., *C. alosa* L., *C. finta* Cuv.), allerdings ohne dabei auf einen Verlauf der Nerven einzugehen. Ihm folgten weiterhin die Arbeiten von Nusbaum und Sidoriak (99) über *Cobitis fossilis* und von Tysowski (09) ebenfalls über die Verhältnisse an Clupeiden.

Im Jahre 1884 veröffentlichte dann R. Canestrini seine »Osservazioni sull'Apparato uditivo di alcuni Pesci«. Er bestätigte durch seine Angaben an den gleichen Tieren, welche vor ihm schon von Retzius

bearbeitet waren, dessen Untersuchungsergebnisse hinsichtlich des Canalis utriculo-saccularis und bereicherte unser Wissen durch seine Beobachtungen an *Umbrina*, *Thynnus* und *Merlucius*. Leider läßt er jedwede Mitteilung über den Verlauf der Nerven bei allen seinen Darlegungen vermissen.

Weit mehr an anatomischen Neuerwerbungen brachte eine umfängliche Arbeit von ALESSANDRO TAFANI (85). Wenn er auch in der Hauptsache nur eine ausführliche Beschreibung vom Gehörorgane verschiedener Cephalopoden und von 36 Vertebraten mit vergleichend-anatomischen Betrachtungen an der Hand meist eigener Präparate lieferte (ein vielleicht zweckloses Unternehmen, da er RETZIUS' große Arbeit kannte, aber nicht angab, in welchen Punkten seine Untersuchungen wesentlich neue oder abweichende Resultate zeitigten), so fügte er doch eine Anzahl neuer Typen zu unsrer bisherigen Kenntnis hinzu.

Aus dem gleichen Jahre stammt ein Beitrag von WRIGHT (85) mit einer Arbeit über das »Auditory Organ of the Siluroid Hypophthalmus«. Dieser fand nach vierjähriger Pause einen Nachfolger in THOMPSON (89), welcher über das Gehörlabyrinth von *Orthagoriscus mola* berichtete, eine Mitteilung, der dann MEEK (04) am gleichen Tiere einige Berichtigungen folgen ließ, welche aber nur die Knorpelpfeiler im Gehörorgan betrafen.

Schon 1882 war, gewissermaßen als Fortsetzung der Arbeiten von COSTA (67), eine Studie über Fischotolithen von CANESTRINI und PARMIGIANI veröffentlicht worden, die zugleich Abbildungen der Gehörorgane von *Umbrina*, *Cyprinus*, *Merlucius* und *Anguilla* enthielt. In diesen Bahnen bewegte sich nun auch die umfangreiche Abhandlung von H. von IHERING (91), die, veranlaßt durch Anregungen, welche E. KOKEN (84, 88) als Paläontologe gegeben hatte, die systematische Bedeutung der Fischotolithen einer eingehenden Betrachtung unterzog. Hier mag beiläufig erwähnt sein, daß dieses Gebiet auch weiterhin von neueren Forschern (FRYD [01], JENKINS [02], H. N. MAIER [06], SCOTT [06], IMMERMANN [08], BASSOLI [09] und SHEPHERD [10] *a* u. *b*) gepflegt worden ist, die zumeist damit im Zusammenhange noch die Frage nach der Möglichkeit einer Altersbestimmung der Fische aus den Otolithen (im wesentlichen aus der *Sagitta*) behandelt haben. v. IHERING bearbeitete 8 Characiniden, 7 Siluriden, 2 Gymnotiden und 5 Cyprinodonten und machte dabei auch gelegentlich Bemerkungen über die betreffenden Gehörorgane (zwei bildet er sogar ab), die leider in bezug auf die Macula neglecta und den Canalis utriculo-saccularis sehr viel zu wünschen übrig lassen. Diese mangelhaften Angaben sind

umsomehr zu bedauern, weil sie gerade zwei von mir spezieller untersuchte Punkte betreffen.

Mehr der Vollständigkeit halber sei hier einer Arbeit von Pietro de Vescovi (90) gedacht, welche zwar im allgemeinen nur die Einführung seiner Otolithenbezeichnungen bezweckt, daneben aber auch eine gute Abbildung des Gehörorganes von *Merlucius esculentus* (Risso) bringt. Doch war dieser Fisch ja schon von Canestrini und Tafani des näheren studiert worden.

Damit tritt ein gewisser Stillstand in den gehöranatomischen Forschungen ein. Gewissermaßen eine Rekapitulation von Retzius brachte Panse (99), der an der Hand von schon bekannten vergleichend-anatomischen und physiologischen Tatsachen neue Gesichtspunkte, besonders im Hinblick auf eine Funktion der Macula neglecta eröffnete, auf die ich an geeigneter Stelle noch näher eingehen will. Ihm folgten Rudolf Krause (01 u. 02) mit Untersuchungen über die Entwicklung des Gehörorgans und des Ductus endolymphaticus im speciellen (diese als Fortsetzung der von Keibel (99) mitgeteilten Befunde) und, gleichsam auf Chatin (82) zurückgreifend, Harrison (03), der die Homologie der Lagena durch die Wirbeltierreihe hindurch verfolgte.

1904 veröffentlichte Jaques Pellegrin eine Monographie der Cichliden, machte aber nur einige sehr oberflächliche Angaben über deren Gehörorgane »qu' ils ne diffèrent pas de ce que l'on rencontre chez les Percidés«. Eine kurze Arbeit von W. M. Webb (05), die aber 8 Figuren enthält, war auch von Berlin aus nicht zu erlangen. Aber um vollständig zu sein, führe ich sie an dieser Stelle an.

Erst 1909 erscheint mit Tschernoff wieder eine rein anatomische Arbeit, welche nur den Nachteil hat, daß sie für den schon von Retzius untersuchten *Exocoetus* nichts Neues zutage fördert. Mehr bietet da die Arbeit von Mullenix (09), die sich zwar in der Hauptsache mit histologischen Feinheiten im Aufbau der Endigungen des Nervus octavus beschäftigt und dadurch eine neuere Stütze für die Neuronentheorie abgibt, die aber doch auch die anatomische Seite im Aufbau des membranösen Gehörorgans von *Fundulus heteroclitus* berücksichtigt.

Neben allen diesen Arbeiten tauchen jetzt zum ersten Male, nicht zum wenigsten infolge der reichen Erträge der verschiedenen Tiefsee-expeditionen und besonders der deutschen Valdiviaexpedition, Arbeiten auf, die außer andern Untersuchungsgebieten auch die Anatomie des Gehörorganes der Tiefseefische erörtern. Der erste war hier Handrick (01) mit seiner Arbeit über *Argyropelecus hemigymnus*, der neben einer genauen Beschreibung auch eine allerdings schematische Abbil-

dung und gute Schnittzeichnungen vom Gehörorgane brachte. An zweiter Stelle ist GIERSE (04) zu nennen, der, ohne eine besondere Abbildung zu geben, doch bei seinen »Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von *Cyclothone acclinidens*« eine genaue Schilderung vom Gehörorgane gibt, welche noch zum Teil durch Schnittzeichnungen illustriert wird. Endlich erwähne ich hier noch eine Abhandlung von E. TROJAN (06), der sich gelegentlich seiner Studien über die Morphologie des Tiefseefischgehirns veranlaßt sah, einige dürftige Bemerkungen über die Sacculi und Otolithen von *Leucicorus lusciosus*, *Mixonus caudalis* und *Bassozetus nasus* fallen zu lassen; jedoch entbehren diese, desgleichen seine nicht gerade besonders gute Schnittmikrophotographie der Sacculi des letzten Tieres, vollständig jedes weiteren Interesses.

GIERSE war es nun auch, der in seiner eben zitierten Arbeit (S. 16) auf ein merkwürdiges Verhalten aufmerksam machte, daß es »bei *Cyclothone* noch nicht zu einer Differenzierung des Sacculus in eine Lagena gekommen« ist, wie dies bei *Chimaera* (RETZIUS, 81, S. 101—104; Taf. XVII und WIEDERSHEIM [02], S. 321, Anm.) der Fall ist. Allein der Fund geriet in Vergessenheit, da keines der Lehrbücher sich seiner annahm und auch das 1912 erschienene »Handbuch der Biologie der Wirbeltiere«, dessen Abteilung »Fische« von O. HAEMPEL-Wien in wenig wissenschaftlicher Weise bearbeitet wurde (er kennt nicht einmal die genaue Lage der einzelnen Otolithen, S. 38), dieser Eigentümlichkeit Rechnung trug.

Für mich aber war gerade dies Verhalten der Ausgangspunkt zu den nun vorliegenden Untersuchungen.

Untersuchungsmethoden.

1. Vorbehandlung und Färbung.

Das zum größten Teile mit Alkohol oder Sublimat, aber auch mit Formol-Alkohol oder FLEMMINGscher Lösung konservierte Material wurde zunächst der Entkalkung unterzogen, der bei den sublimatkonservierten Tieren eine gründliche Behandlung mit in 70%igem Alkohol gelöstem Jod vorausgegangen war. Ich benutzte dazu mit Vorteil schweflige Säure (BÖHM und OPPEL [08], S. 286, § 1007), vor allem aber Salpetersäure in Konzentrationen von 1—5% im 70%igen Alkohol, und zwar über einen Zeitraum von 8 Tagen hin allmählich ansteigend. Die Salpetersäure zog ich zuletzt vor, weil ich dann das für die schweflige Säure unerläßliche Hinunterführen des Materials bis in Wasser umgehen konnte. Nach der Entkalkung brachte ich die Tiere, denen ich

stets vorher noch die Linsen exstirpiert und den Kopf abgeschnitten hatte, damit alle Flüssigkeiten möglichst gut eindringen konnten, zunächst bis in 100%igen Alkohol. Dabei ließ ich sie in jeder Flüssigkeit 24 Stunden. Diesen Zeitraum behielt ich auch für die Weiterbehandlung bei, in welcher die Objekte folgende Flüssigkeiten passieren mußten: Alkohol 100% + Cedernholzöl — Cedernholzöl (rein) — Cedernholzöl + Tetrachlorkohlenstoff (CCl_4) — CCl_4 (rein) — CCl_4 +



Textfig. 1*a*.

Paraffin (48°) — Paraffin (48° rein) — Paraffin (58°). Die Überführung mit Hilfe von Tetrachlorkohlenstoff verdanke ich einer Angabe in einer Arbeit von Kolmer (07), der gute Resultate damit erzielte, die ich nur bestätigen kann. Nach Ablauf dieser Prozedur wurden die Objekte in 58-gradigem Paraffin eingebettet und auf dem Mikrotom in Querschnittserien von durchgehend 10 μ Dicke zerlegt, da dies für die spätere Rekonstruktion von Vorteil war.

Hier möchte ich noch einfügen, daß das nur mit Alkohol und Sublimat fixierte Material durchweg viel bessere Resultate ergab, als das mit FLEMMING oder gar mit Formol-Alkohol konservierte, bei dem das äußerst spröde gewordene Gehirn entweder aussprang oder aber so zusammengestaucht wurde, daß es für die benachbarte Gehörregion nicht von Vorteil war.

Zur Färbung benutzte ich neben Hämatoxylin-Eisenalaun nach



Textfig. 1*b*.

HEIDENHAIN noch Hämalaun nach PAUL MAYER. Dazu kam auch oft noch eine Gegenfärbung mit Orange-G., seltener mit Kongorot in Anwendung.

2. Rekonstruktion.

Da ich von Anfang an mit einer größeren Zahl von Rekonstruktionen zu rechnen hatte, mußte ich, falls ich nicht wochenlang mit einer einzigen beschäftigt sein wollte, darauf bedacht sein, eine Me-

thode ausfindig zu machen, die bei möglichster Exaktheit schnelles Arbeiten gestattete. Es kamen daher die meist angewandten Methoden, die zu rekonstruierenden Organe in Wachs, Wachspapierplatten (Strasser-Born) oder Plastilina nachzubilden, für mich als zu langwierig nicht in Frage, und ich mußte auch von einer zeichnerischen Rekonstruktion auf Koordinatenpapier absehen, weil sie zu zeitraubend und außerdem unübersichtlich gewesen wäre. Das Plastische im rekonstruierten Organ hätte gefehlt, ganz abgesehen davon, daß ich unbedingt gezwungen gewesen wäre, diese flächenhafte Rekonstruktion zweiseitig in Anwendung zu bringen.

Auf Grund dieser Erwägungen kam ich dazu, mich einer Rekonstruktionsmethode zuzuwenden, wie sie zuerst J. Graham Kerr (02) und dann, wenig modifiziert, John Samuel Budgett (07) in die Wissenschaft eingeführt hatte. Sie besteht im wesentlichen darin, daß mit Hilfe eines vertikalen photographischen Balgauszuges die auf dem Kreuztisch des Mikroskops befestigte Tafel mit der Schnittserie Schnitt für Schnitt auf etwa 1 mm starke 9 × 12 Mattglasscheiben (sog. Deckgläser) projiziert wird, auf denen man dann die Konturen nachzieht. Man zeichnet dazu zunächst in bestimmter, zuvor durch ein Objektmikrometer auf der Mattscheibe festgelegter Vergrößerung (z. B. entspricht bei einer Schnittdicke von 10 μ 1 mm des Objektmikrometers, auf die Mattscheibe als 10 cm projiziert, einer Vergrößerung von 100, gleichzeitig auch in der Tiefenausdehnung, da 10 μ Schnittdicke auf 1 mm Plattendicke kommen) den ersten Schnitt auf die erste Mattscheibe, die darauf im Rahmen unverändert liegen bleibt. Nun verschiebt man je nach der Tiefenausdehnung des Objektes, und unter Berücksichtigung der vorhandenen Plattenzahl und deren Einstellungsmöglichkeit in das vorhandene Akkumulatorenglas, um einen oder mehrere Schnitte und stellt den neu zu zeichnenden Schnitt möglichst genau auf die Umrißlinien der ersten Mattscheibe ein. Jetzt erst wird diese durch eine neue ersetzt, der neue Umriß wird nachgezogen, und in dieser Weise verfährt man weiter bis zum Ende. Ist man damit fertig, dann werden die mit Bleistift gezeichneten Umrisse noch mit blauer Tusche nachgezogen, und darauf die Mattscheiben, eine nach der andern, in das schon genannte Akkumulatorenglas in eine Lösung von Cedernholzöl und Fenchelöl (zu gleichen Teilen gemischt) über Eck eingesetzt, in der sie vollkommen durchsichtig werden. Jetzt hatte man ein plastisches Bild, das man von allen Seiten betrachten konnte und nach dem nun die nur gering schematisierten Zeichnungen angefertigt wurden. Kleine Unebenheiten, die trotz größter Sorgfalt bisweilen infolge dislozierter

Einzelteile des Organs auftraten, wurden beim Zeichnen leicht beseitigt. Textfig. 1 *a* u. *b* zeigt eine solche in Öl stehende Rekonstruktion (*Dolopichthys*) in einer photographischen Aufnahme, die ich dem Hausmeister am Institut, Hager, verdanke.

Nach der Herstellung der Zeichnungen in Innen- und Außenansicht wurden die Mattscheiben aus der Flüssigkeit genommen, die Hauptmenge des Öls abtropfen gelassen, und in einer Schüssel mit heißem Wasser übergossen, dem reichlich Seife beigemischt wurde. Die Umrisse konnten dann bequem durch Abreiben mit dem Finger beseitigt werden. Ein zweites Übergießen mit heißem Wasser entfernte auch die letzten Spuren von Öl und machte die Platten nach dem Abtrocknen sofort wieder für die nächste Rekonstruktion gebrauchsfertig.

I. Das Verhalten des Nervus acusticus.

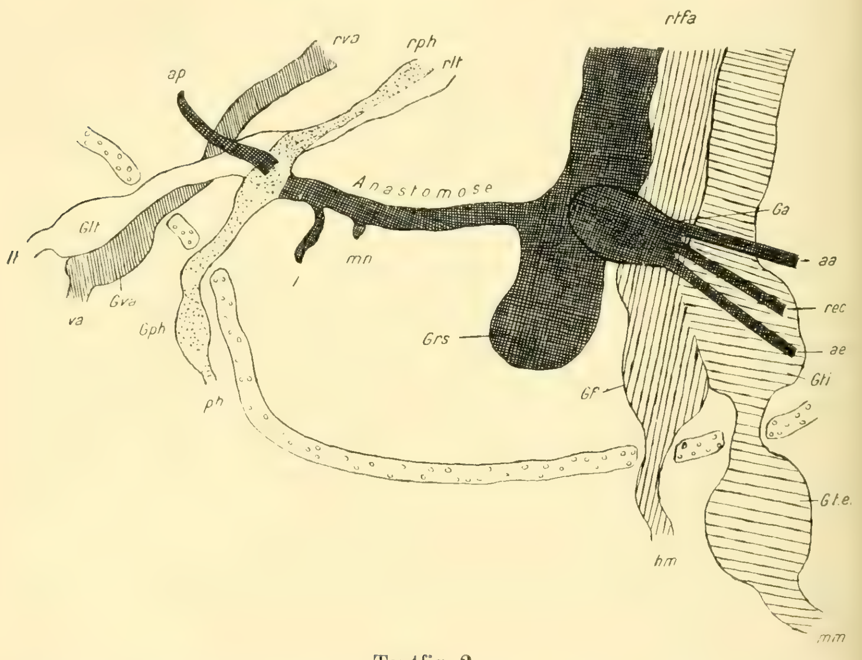
Bevor ich in die ausführliche Schilderung des anatomischen Aufbaues der Tiefseefischorgane eintrete, sei es mir gestattet, die Verhältnisse des Nervus acusticus vorwegzunehmen. Ich tue das umso lieber, weil ich damit einer ermüdenden Aufzählung der stets sich wiederholenden, meist aber typisch gleichmäßig gestalteten Erscheinungen ausweichen kann und weil ich ferner einige Angaben machen möchte, welche über den Rahmen des Nervus octavus hinausgreifen und damit der anatomischen Einzelabhandlung jedes Gehörorgans schlecht anzugliedern wären.

Es geschieht dies am besten und einfachsten an der Hand des beigegebenen Schemas (Textfig. 2), das ungefähr dem Befund an *Dissoma anale* entpricht.

Rein äußerlich auffallend ist an dem auf einen engen Raum zusammengedrängten Ursprungsgebiet des 5. bis 10. Hirnnerven schon die vielfach platzgreifende Verschmelzung von Wurzeln verschiedener Nerven. Diese Tatsachen, die den alten Anatomen, so vor allem Stannius (54, S. 153, 163) für das Verhalten des Trigeminus und Facialis längst bekannt waren, sind dann zum ersten Male an Tiefseefischen von Handrick (01), Gierse (04) und Trojan (06) bestätigt worden. Auch Chun (03, S. 523) erwähnt sie gelegentlich seiner Ausführungen über das Gehörorgan. Aller Ansicht über diese Anordnung geht dahin, daß die gewaltig entwickelten statischen Apparate der Tiefseefische einfach ein Zusammenrücken und Verschmelzen gewisser Nervenpartien erforderlich machten. So sind hier nicht nur Trigeminus und Facialis vereinigt, sondern auch das Ursprungsgebiet des Acusticus ist mit einbezogen worden. Wir haben einen Trigemino-facialis-acusti-

cuskomplex, dem sehr oft ein gemeinsames, breites Wurzelband zukommt, und finden das gleiche für den Lateralis und Glossopharyngeus, bisweilen sogar unter Einbeziehung des Vagus.

Meine Untersuchungen über diesen Punkt führten mich zu den gleichen Ergebnissen, vor allem auch im Hinblick auf die Innervation des Gehörorganes, welches ja in erster Linie mein Interesse in Anspruch nahm. Retzius hat in seinem großen Werke durch eingehende Zeich-



Textfig. 2.

Schematische Darstellung des Nervenverlaufes. Abkürzungen: *aa*, Ramulus ampullae ant.; *ae*, Ram. amp. ext.; *ap*, Ram. amp. post.; *Ga*, Ganglion acustic.; *Gf*, Gangl. faciale; *Glt*, Gangl. laterale; *Gph*, Gangl. glossopharyng.; *Grs*, Gangl. ramuli sacculi; *Gti*, Gangl. trig. (intracraniell); *Gte*, Gangl. trig. (extracraniell); *Gva*, Gangl. vag.; *hm*, Truncus hyomandibular.; *l*, Ram. lagenae; *lt*, Nerv. lateral.; *mm*, Truncus maxillar.; *mn*, Ram. maculae neglect.; *ph*, Nerv. glossopharyng.; *rec*, Ram. mac. acust. recessus utriculi; *rlt*, Radix lateral.; *rph*, Radix glossopharyn.; *rtfa*, Radices nerv. trig. et facial. et acustic.; *rva*. Radix vagi; *va*, Nervus vagus.

nungen den Nervenverlauf am einzelnen Organ sichergestellt. Er ist fast immer der gleiche, und daher habe ich es auch ohne Bedenken wagen dürfen, ihn in meinen Abbildungen fortzulassen. Eines aber hat Retzius nicht angegeben und vielleicht auch nicht angeben können, weil sein Beobachtungsmaterial durchweg »normale« Verhältnisse aufwies, ich meine nämlich die abweichenden Innervationen von bestimmten Teilen des Gehörorganes, wie sie schon die ältesten Forscher, so Weber (20,

S. 33 u. 101), TREVIRANUS (32, S. 108, 109) und STANNIUS (49, S. 79) beschrieben haben. Diese Angaben sind dann auch von HANDRICK und GIERSE für Tiefseefische gemacht worden (TROJAN hat sich der Mühe nicht unterzogen, die Nerven zu verfolgen), und auch ich kann sie bestätigen. Die Differenz mit RETZIUS liegt nun in folgendem. Nach RETZIUS spaltet sich der Nervus acusticus gleich nach seinem Austritt in zwei Äste, von denen der vordere (Ramus anterior) sich seinerseits wieder dreimal teilt und die Versorgung der Crista acustica ampullae anterioris, der Macula acustica recessus utriculi und der Crista acustica ampullae externae übernimmt. Der Ramus posterior dagegen verästelt sich vierfach in der Weise, daß ein Ast zur Macula acustica sacculi, ein zweiter zur Macula neglecta, ein dritter zur Papilla acustica lagenae und der vierte zur Ampulla posterior, bzw. ihrer Crista acustica hinzieht. Nach HANDRICK, GIERSE und mir jedoch liegt folgendes Verhalten bei Tiefseeteleostiern vor. Der Nervus octavus teilt sich ebenfalls sogleich in einen Ramus anterior und Ramus posterior. Der Ramus anterior schwillt rasch zum Ganglion acusticum (*Ga*) an und versieht von da aus, dreigeteilt, die Crista acustica ampullae anterioris (*aa*), die Macula acustica recessus utriculi (*rec*) sowie die Crista acustica ampullae externae (*ae*). Der Ramus posterior indessen begibt sich in seiner Hauptmasse sofort zur Macula acustica sacculi, die er ebenfalls ganglionär angeschwollen versorgt (*Grs*); der Rest läuft als nicht allzustarker Strang, eng an die Medulla oblongata angeschmiegt, nach hinten, anastomosiert mit einer in den meisten Fällen vorhandenen gangliösen Anschwellung des vereinigten Glossopharyngeus und Lateralis (oft auch ist noch der Vagus daran beteiligt) und gibt erst im Laufe dieser Anastomose, bzw. von der ebenerwähnten ganglionären Anschwellung aus, die Versorgungsäste für die Macula neglecta (*mn*), die Papilla acustica lagenae (*l*) sowie die Ampulla posterior (*ap*) ab. Dies ist das typische Verhalten, wie ich es für alle untersuchten Tiere habe feststellen können. Damit soll aber nicht etwa ein für die Tiefseefische allein spezifisches Vorkommen charakterisiert sein, denn WEBER, TREVIRANUS und STANNIUS hatten ja schon, wie ich oben ausführte, darauf hingewiesen, und auch AYERS (92) hat in seiner neueren Arbeit diesen Verhältnissen Rechnung getragen.

Soviel die sonstigen Nervenverhältnisse anlangt, will ich mich auf das allernötigste beschränken. Die nebeneinander laufenden, bald sich überkreuzenden Stämme des Vagus (*va*) und Lateralis (*lt*) verlassen stets durch eine gemeinsame Öffnung die Schädelkapsel; nur bei *Argyropelecus* (HANDRICK [01], S. 25; Taf. II, Fig. 1), *Dactylostomias, Stomias*

boa (nicht *St. colubrinus*) und *Labichthys* wird diese zugleich vom Glossopharyngeus (*ph*) mit benutzt, der sonst immer durch ein eigenes Foramen nach außen gelangt, das unmittelbar vor der Austrittsstelle des Vagus und Lateralis gelegen ist (Stannius, 49, S. 75). Außerhalb des Craniums schwellen Vagus und Lateralis zu den mächtigen Ganglien (*Gva* und *Glt*) an, von denen aus dann die Weiterverzweigung nach den einzelnen Innervierungsgebieten vor sich geht. Ein ebenfalls extracranielles aber kleineres Ganglion kommt dem Glossopharyngeus in allen Fällen zu (*Gph*).

Es erübrigt noch das Verhalten des Facialis und des Trigeminus. Für beide lassen sich intracranielle Ganglien (*Gf*, *Gti*) konstatieren. In den seltensten Fällen sind diese getrennt, so bei *Stylophthalmus*, *Myctophum*, *Evermanella*, *Gigantura* und *Aceratias*. In diesem Falle findet der beiderseitige Faseraustausch schon in den engverschmolzenen Wurzeln statt, oder aber es sind Anastomosen zwischen den einzelnen Ganglien ausgebildet. Meist jedoch ist nur ein Ganglion, beiden gemeinsam, vorhanden. Beim Durchmustern der Schnittserien kommt man da, wenn man einmal von den allerdings vorhandenen histologischen Unterschieden in den Ganglienzellen absieht, unmerklich aus dem Gebiet des Facialis in das des Trigeminus hinein, und sehr oft erkennt man auch die innigsten Beziehungen zu dem benachbarten Ganglion acusticum, welche damit also nicht nur der meist gemeinsamen Wurzel des Trigemino-facialis-acusticuskomplexes eigentümlich sind. Dabei mag erwähnt sein, daß der hintere Teil des gemeinsamen intracraniellen Ganglienkomplexes, der in der Hauptsache vom Facialis gebildet wird (*Gf*), dem Ganglion geniculi (Wiedersheim, 98, S. 206, Fig. 179 *A*) entspricht und vor allem dem Truncus hyomandibularis (*hm*) zum Ursprunge dient, was ich überall, durch eine Verfolgung der Nerven nach der Peripherie hin, unschwer feststellen konnte. Zu diesem eben besprochenen Ganglienkomplex innerhalb des Schädels tritt dann noch ein zweiter extracranieller, der ausschließlich vom Trigeminus gebildet wird (*Gte*). Er ist identisch mit dem Ganglion semilunare seu Gasseri des Nervus V. Aus ihm entspringt vorwiegend der starke Truncus maxillaris (*mm*), den ich ebenfalls durch Weiterverfolgung als solchen feststellte. Bei der großen Mehrzahl der untersuchten Tiere tritt ein extracranielles Trigeminusganglion auf. Gierse vermißte es bei *Cyclothone*, ich desgleichen bei *Idiacanthus*, *Dactylostomias*, *Stylophthalmus*, *Gigantura* und *Halicmetus ruber*. In bezug auf *Halicmetus* bin ich nicht ganz sicher, ob wirklich das Ganglion fehlt, wie es allerdings den Anschein hat. Aber leider hörten die mir von Herrn Prof. Brauer überlassenen Schnitte an dieser Stelle auf.

Bei einer Betrachtung der Austrittsöffnungen von Facialis und Trigeminus konnte ich feststellen, daß diese Nerven meist durch getrennte, aber sehr eng beieinander liegende Foramina die Schädelbasis verlassen. Eine gemeinsame Öffnung fand ich nur bei *Malacosteus*, *Stylophthalmus*, *Dolopichthys* und *Aceratias*; bei *Idiacanthus*, *Bregmaceros* und *Melamphaes*, auch den beiden Salmoniden (*Microstoma* und *Argentina*) und *Serrivomer* ist immer noch eine bindegewebige Scheidewand zwischen den beiderseitigen Austrittsöffnungen nachzuweisen.

Um vollständig zu sein, müßte ich eigentlich noch des Verlaufes vom Kopfteile des Sympathicus gedenken. Allein hier liegen die Verhältnisse so kompliziert, daß ich mich fürchten müßte, überhaupt nicht mehr im Rahmen meines Stoffes bleiben zu können, wollte ich allen hier auftretenden individuellen Einzelheiten gerecht werden. Dazu kommt, was ich gelegentlich schon andeutete, daß ich von den mir von Herrn Professor Brauer freundlichst überlassenen Schnittafeln nur die erhalten hatte, die ausschließlich Gehörsschnitte zeigten. Da aber der Sympathicus doch noch eine weitere Ausdehnung besitzt, als dieser Komplex umfaßt, so will ich auch aus diesem Grunde auf eine eingehendere Darstellung verzichten. Nur etwas will ich erwähnen, was Handrick (01) von *Argyropelecus* gefunden hatte. Er bildet auf Taf. II, Fig. 1 ein Grenzstrangganglion (*Gsk*) ab, das, im Bereich der Foramina für Trigeminus und Facialis gelegen, einerseits mit dem Ganglion semilunare seu Gasseri, andrerseits mit dem Truncus hyomandibularis in Verbindung steht. Dieses Verhalten trifft nun auch für *Vinciguerria*, *Malacosteus*, *Stomias* (*colubrinus* und *boa*), *Chauliodus*, *Idiacanthus*, *Dactylostomias* und *Stylophthalmus* zu. Des weiteren auch für *Myctophum*, *Evermanella*, *Dissoma*, *Bregmaceros*, *Melamphaes*, *Aceratias* und *Halicmetus*. Jedoch treten Verschiedenheiten dabei auf. So geht bei den erstgenannten und *Myctophum* der Sympathicus aus dem Ganglion heraus in eine sogenannte »Querkommissur« über, die ich aber bei *Stylophthalmus* und den an zweiter Stelle aufgezählten Vertretern vermißt habe.

Inwieweit hier tatsächlich verwandtschaftliche Beziehungen dem Auftreten einer derartig gelegenen und meines Wissens an dieser Stelle noch niemals erwähnten Querkommissur des Sympathicus zugrunde liegen, mag künftigen und eingehenderen Forschungen, als sie mir möglich waren, überlassen sein.

Ich will diesen Abschnitt nicht verlassen, ohne zum Schluß noch kurze Bemerkungen über einige gelegentlich gemachte Beobachtungen

anzuschließen. Und zwar handelt es sich da um die Innervierung der orbitalen Leuchtorgane bei *Vinciguerria* und einigen Stomiatiden. Alle werden vom Trigeminus aus versorgt, bzw. von seinem Ramus maxillaris superior. Das gilt für das orbitale Organ von *Vinciguerria*, wie das große ventral vom Auge gelegene Organ von *Malacosteus*, dessen postorbitales kleineres Organ ebenfalls von einem Ast, der sich vom Ramus maxillaris abzweigt, versehen wird. Bei *Vinciguerria* habe ich zwar die Innervation nicht direkt nachweisen können, aber der in Frage stehende Trigeminusast läuft so dicht am Organ vorbei, daß nur dieser die Innervation bewirken kann, falls diese überhaupt irgendwie statthat. Genau die gleiche Innervierung zeigen ferner das suborbitale Leuchtorgan von *Stomias colubrinus* und *Stomias boa*, weiter die suborbitalen Organe bei *Chauliodus* und die postorbitalen Leuchtorgane von *Dactylostomias ater*. Dies Verhalten stimmt vortrefflich mit den Befunden überein, die Steche (09, S. 371) von *Anomalops katoptron* und *Photoblepharon palpebratus*, zwei Oberflächenfischen aus dem malayischen Archipel, neuerdings mitgeteilt hat.

II. Anatomie der membranösen Tiefseefischgehörorgane.

In absichtlicher Übereinstimmung mit Retzius habe ich mich bei der Einzeldarstellung streng an die seinerzeit von ihm zuerst aufgestellte und als unbedingt praktisch anzusehende Reihenfolge gehalten und des weiteren auch stets die Abbildung des rechten Gehörorganes in Innen- und Außenansicht gegeben. Im Gegensatz zu ihm habe ich guten Grund, ein Eingehen auf die Innervierung der einzelnen Organteile nunmehr beiseite lassen zu können, nachdem ich den vorigen Abschnitt vorausgesandt habe. Weiter habe ich mich absichtlich von jeder histologischen Untersuchung am Gehörorgan ferngehalten, da das Material für diese, was ja bei Tiefseefischen nicht verwunderlich ist, nicht ausreichte, und weil ich, bei der stets beobachteten prinzipiellen Übereinstimmung mit unsern bisherigen Forschungsergebnissen, kaum etwas Neues würde haben auffinden können. Da alle untersuchten Tiere der Tiefsee angehörten, so habe ich mich wegen der hier einzuhaltenden Reihenfolge der Systematik von Brauer (06) angeschlossen.

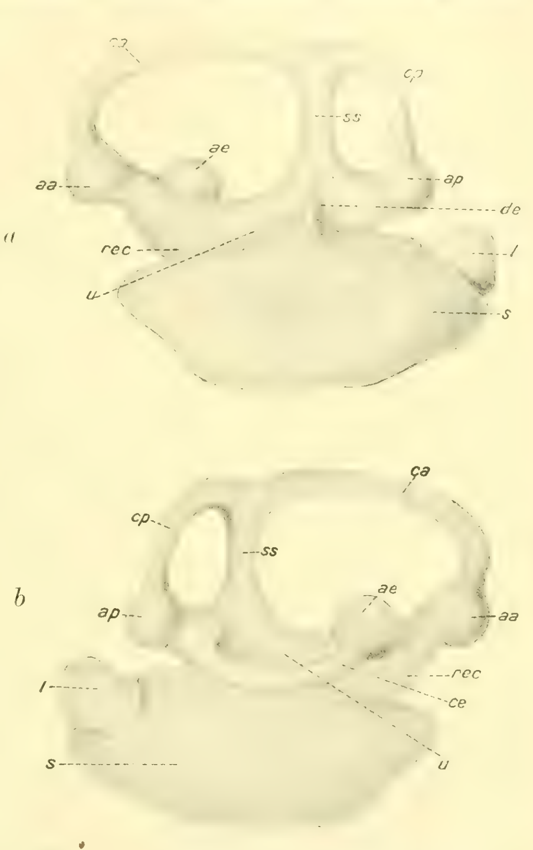
1. Familie: Salmonidae.

a) Das Gehörorgan von *Microstoma microstoma* (Risso).

Das membranöse Gehörorgan von *Microstoma* zeigt den typischen Teleostierbau ohne irgendwelche Abweichungen, falls man nicht etwa die gewaltigen Abmessungen des Sacculus als besondres Charakteristi-

kum anführen will. Es beginnt beim extracraniellen Trigeminusganglion, kurz hinter der Hypophyse, und endet kurz hinter der Einmündung von Lateralis und Vagus in die Schädelkapsel.

Seine Komponenten sind der Utriculus mit Sinus superior (einen Apex konnte ich an ihm nicht wahrnehmen), Recessus utriculi, Ampulla anterior, Ampulla externa, Ampulla posterior, die dazu gehörenden drei Bogengänge, Sacculus mit Ductus endolymphaticus und Lagena. Was den ebenerwähnten Apex anlangt, so muß ich überhaupt darauf verzichten, auch bei den andern Untersuchungsobjekten Anwesenheit oder Fehlen desselben mit Sicherheit zu konstatieren, da dieses zarte Gebilde beim Schneiden leicht an die Wand des Sinus superior gelangt und nicht deutlich zu erkennen ist, ob ein Gebilde sui generis oder nur eine durch Schrumpfung bewirkte Verzerrung der häutigen Membran vorliegt, die dann als Apex angesprochen werden könnte.



Textfig. 3*a* und *b*.
Microstoma microstoma Risso. 25:1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Sieben Nervenendstellen sind vorhanden: Macula acustica recessus utriculi (Mac. ac. rec. utr.), Crista acustica ampullae anterioris (Cr. ac. amp. ant.), Crista acustica ampullae externae (Cr. ac. amp. ext.) Crista acustica ampullae posterioris (Cr. ac. amp. post.), Macula acustica sacculi (Mac. ac. sacc.), Papilla acustica lagenae (Pap. ac. lag.) und Macula neglecta (Mac. negl.).

Der ziemlich lange, aber schmale Utriculus (Textfig. 3, *a* u. *b*[*u*]) liegt

horizontal und entsendet im hinteren Drittel nach oben den verhältnismäßig hohen Sinus superior (*ss*), der an seinem oberen Ende von vorn-unten und von hinten-unten die vertikalen Bogengänge in sich aufnimmt. Nach einer kurzen Einschnürung erweitert sich der Utriculus nach vorn wieder zu dem geräumigen Recessus utriculi (rec.), der an seinem seitlich verbreiterten Boden die flache Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus) trägt. Weiter nach vorn wird der Utriculus, gleichzeitig ansteigend, wieder enger und von der Ampulla anterior (*aa*) abgeschlossen. Aus dieser geht der Canalis membranaceus anterior, Can. m. ant. (*ca*), nach vorn-außen-oben hervor, wendet sich sehr bald nach hinten-innen-oben und mündet dann, ohne diese Richtung noch einmal zu ändern, mäßig erweitert in den Sinus superior ein. Am oberen äußeren Umfange sitzt die Ampulla externa (*ae*) dem Utriculus auf, die den ziemlich kurzen, ringförmig gebogenen Canalis membranaceus externus, Can. m. ext. (*ce*), entsendet. Dieser läuft bis zur Hälfte ein wenig nach hinten-außen-unten, steigt dann langsam an, nach hinten-innen gewendet, und mündet dicht neben der Ansatzstelle der Ampulla posterior in den Utriculus ein. Den kurzen hinteren Utriculusabschnitt beschließt dann die Ampulla posterior (*ap*), aus welcher der nur kurze Canalis membranaceus posterior, Can. m. post. (*cp.*), seinen Ursprung nimmt. Eine kurze Strecke nur nach hinten-außen-oben gewandt, biegt der Kanal bald rasch nach vorn-innen-oben um und mündet so in den Sinus superior ein. Auch hier kann man an der Einmündungszone eine mäßige Erweiterung konstatieren. Am unteren-hinteren Utriculusboden liegt, schon äußerlich durch die muldige Einsenkung unmittelbar hinter dem Ductus endolymphaticus gekennzeichnet, die Macula neglecta gegenüber der Einmündung des Canalis externus in den Utriculus. Auf dieser habe ich beiderseits ein wahrscheinlich membranöses »otolithenartiges« Gebilde konstatieren können, welches bei einer Untersuchung mit stärkerer Vergrößerung eine deutlich geschichtete Struktur zeigte. Merkwürdig ist nur, daß dies muldige Gebilde mit der Epithelwand des Organinneren in kontinuierlicher Verbindung steht, und zwar so, daß es als Fortsetzung dieser sich über die Mac. neglecta hinerstreckt. Dabei erlangt es über der Mitte der Macula seine größte Dicke, nach den Seiten verschmälert es sich und verläuft im Epithel der Wandung des Utriculus. Der sehr schmale Canalis utriculosaccularis, äußerlich gar nicht wahrnehmbar, liegt unweit des hinteren Endes der Mac. ac. rec. utr., bzw. am Ende des Recessus utriculi überhaupt, jedoch noch vor Beginn des Ductus endolymphaticus.

Der enorm entwickelte Sacculus (*s*), welcher, schon unter der vor-

deren Ampulle beginnend, die hintere noch ein ganzes Stück überragt, zeigt die gewöhnliche sackartige oder kartoffelförmige Gestalt. An seiner medialen Wandung trägt er die lange, aber nicht sehr breite Macula acustica sacculi mit großem, aber nicht sehr langem Otolithen (Sagitta). Ungefähr in seiner Mitte entspringt aus ihm der kurze blindgeschlossene Ductus endolymphaticus, Duct. end. (Textfig. 3*a*, *de*), der gegen das obere Ende des Sinus superior hin verstreicht. Nach hinten-innen sitzt auf dem Sacculus die gutentwickelte Lagena (*l*), deutlich von ihm abgesetzt und von typischer Gestalt. Sie steht in weiter Kommunikation mit dem Sacculus und trägt auf ihrer medialen Wandung die Papilla acustica lagenae, der ihr Otolith (Asteriscus) aufliegt.

Ich habe hier eine Menge Abkürzungen eingeführt, deren ich mich noch sehr oft zu bedienen haben werde, und die ich deshalb hier noch einmal rekapitulieren möchte; in Klammern füge ich die für die Figuren geltenden Abkürzungen bei:

Macula acustica recessus utriculi	=	Mac. ac. rec. utr.	
Crista acustica ampullae anterioris	=	Cr. ac. amp. ant.	
Crista acustica ampullae externae	=	Cr. ac. amp. ext.	
Crista acustica ampullae posterioris	=	Cr. ac. amp. post.	
Macula acustica sacculi	=	Mac. ac. sacc.	
Papilla acustica lagenae	=	Pap. ac. lag.	
Macula neglecta	=	Mac. negl.	
Utriculus	=		(*u*)
Sinus superior	=	Sin. sup.	(*ss*)
Recessus utriculi	=	Rec. utr.	(*rec*)
Ampulla anterior	=	Amp. ant.	(*aa*)
Ampulla externa	=	Amp. ext.	(*ae*)
Ampulla posterior	=	Amp. post.	(*ap*)
Canalis membranaceus anterior	=	Can. m. ant.	(*ca*)
Canalis membranaceus externus	=	Can. m. ext.	(*ce*)
Canalis membranaceus posterior	=	Can. m. post.	(*cp*)
Canalis utriculo-saccularis	=	Can. utr.-sacc.	(*cus*)
Sacculus	=		(*s*)
Ductus endolymphaticus	=	Duct. end.	(*de*)
Lagena	=		(*l*).

b) Das Gehörorgan von *Argentina sphyraena* Linn. G. u. B.

Da wir in *Argentina* ebenfalls einen Tiefseesalmoniden vor uns haben und sein membranöses Gehörorgan im Bau dem vorigen völlig

gleicht, kann ich von einer eingehenderen Schilderung wie auch von einer Illustration ruhig absehen. Nur soviel will ich bemerken, daß das Organ zwar auch beim Trigeminusganglion (extracraniell) beginnt, sein Anfang aber bedeutend weiter hinter der Hypophyse gelegen ist, als dies bei *Microstoma* der Fall war. Sein Ende liegt auch hier hinter der Einmündungsstelle des Lateralis und Vagus in die Schädelkapsel. An Nervenendstellen sind ebenfalls sieben vorhanden, desgleichen auch das »otolithenartige« Gebilde auf der Mac. negl., welches ich hier ebenfalls auf beiden Seiten vorfand. Wenn ich nun noch die Existenz eines Can. utr. -sacc. und des Duct. end. erwähne, dann ist, glaube ich, allen bemerkenswerten Tatsachen Genüge geleistet.

2. Familie: Stomiatidae.

a) Das Gehörorgan von *Chauliodus Sloanei* Bl. u. Schn.

Das membranöse Gehörorgan dieses Stomiatiden ist vor allem durch die nach unten gesenkte Lage des Sacculus, sowie durch die lange Verbindungsröhre dieses mit dem Utriculus, den Can. utr.-sacc., charakterisiert. Es beginnt mit dem Stammteil des Hinterhirnes und schließt kurz vor dem Ende der Fossa rhomboidalis nach hinten ab.

Es besteht aus: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., den entsprechenden drei Bogengängen und dem Sacculus. Eine Lagena ist nicht vorhanden.

Folglich beobachten wir auch nur sechs Nervenendstellen: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc. und Mac. negl.

Der Utriculus (Taf. V, Fig. 1 *a* u. *b* [*u*]) ist eine geräumige Röhre, deren Lumen von der vorderen Ampulle aus zunächst bis zum Rec. utr. zunimmt, dann aber nach der hinteren Ampulle zu bedeutend sich verengert. In der Mitte gibt er nach oben den kurzen Sin. sup. (*ss*) ab, der an seinem oberen Ende die beiden vertikalen Bogengänge aufnimmt, die hier einen ausgesprochen stumpfen Winkel bilden. Im erweiterten Rec. utr. (*rec*) liegt an der untern Wand die Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus). Vorn-außen-oben münden in den Recessus die beiden Ampullen, von denen die Amp. ant. (*aa*) nach vorn-außen gerichtet ist. Der von ihr ausgehende Can. m. ant. (*ca*) biegt bald nach oben-hinten-innen um und verläuft in dieser Richtung, zuletzt nur noch ein klein wenig nach unten-hinten-innen sich neigend, zu dem Sin. sup. Dabei ist die Krümmung nach innen während des ganzen Verlaufs nur schwach. Die Amp. ext. (*ae*) gibt dem horizontalen Can. m. ext. seinen Ursprung. Dieser wendet sich zunächst nach außen-hinten-unten, dann nach hinten-innen, dabei allmählich nach oben verstreichend, und end-

lich nach vorn über die hintere Ampulle, um am unteren Ende des Sin. sup. in diesen einzumünden. Die Einmündungsstelle liegt nur wenig von der Einmündung des Sin. sup. in den Utriculus entfernt. Die Amp. post. (*ap*), vom hintern Ende des Utriculus ausgehend, ist nach hinten-außen gerichtet. Ihre Fortsetzung findet sie im Can. m post. (*cp*), der anfangs nach hinten-außen-oben verläuft, dann ziemlich stark nach oben-innen-vorn umbiegt, um in den Sin. sup. zu münden. Die untere Wand des Utriculus senkt sich hinter der Mitte und etwas weiter nach hinten als die untere Einmündungsöffnung des Sin. sup. zu einer langen, ziemlich engen Röhre (*cus*), hinter deren Ansatzstelle, nach der Amp. post. zu, die Mac. negl. am Boden des Utriculus gelegen ist. Diese nach unten ziehende Röhre verengt sich alsbald und erweitert sich erst unten wieder, wo sie am oberen Umfang des Sacculus, nahe dem vorderen Ende desselben, mündet. Sie repräsentiert den Can. utr.-sacc. (*cus*).

Der im ganzen auffällig kleine Sacculus (*s*) stellt ein vorn spitzes, hinten stumpfes kartoffelförmiges Gebilde dar, das an seiner medialen Wandung die im Verhältnis ziemlich große, die ganze Längsausdehnung überspannende Mac. ac. sacc. trägt, auf welcher der Otolith (Sagitta) gelegen ist. Eine Lagena ist, wie gesagt, nicht vorhanden; desgleichen vermißte ich einen Duct. end. Einen ähnlichen Fall hinsichtlich des Duct. end. berichtet Retzius (81, S. 78) z. B. von *Malapterurus electricus*.

b) Das Gehörorgan von *Stomias colubrinus* Garman.

Rein äußerlich ist es charakterisiert durch die Höhendifferenz des ziemlich kurzen Can. m. ant. gegenüber dem längeren Can. m. post., ferner durch den deutlich erkennbaren Can. utr.-sacc.

Folgende Teile sind daran zu unterscheiden: Utriculus mit seinem Sin. sup., Rec. utr., Ampulla und Can. m. ant., Ampulla und Can. m. ext., Ampulla und Can. m. post., Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Dazu sechs Nervenendstellen: Mac. ac. rec. utr., Cr. ac. amp. ant., Cr. ac. amp. ext., Cr. ac. amp. post., Mac. ac. sacc. und Pap. ac. lag. Eine Mac. negl. fehlt. Bei *Stomias boa* ist sie dagegen vorhanden.

Das Organ beginnt vorn, kurz hinter der Verbindung zwischen Hypophyse und Infundibulum und reicht nach hinten bis zur Durchtrittsstelle von Lateralis und Vagus durch den Schädelknorpel, d. h. ein wenig über das Ende der Fossa rhomboidalis hinaus. Das gleiche gilt für *Stomias boa*.

Der Utriculus (Taf. V, Fig. 2*a* u. *b* [*u*]) ist ein ungefähr horizontal

liegender, seitlich etwas abgeplatteter, häutiger Kanal, welcher vorn in den Rec. utr. übergeht, hinten die hintere Ampulle und mit ihr das hintere Ende des horizontalen Bogenganges aufnimmt und am oberen Umfang in einen hohen, nach oben und etwas nach innen aufsteigenden Sin. sup. übergeht. Dieser Sinus (*ss*) wird an seinem oberen Ende ziemlich voluminös infolge einer seitlichen Erweiterung und nimmt an seinem vorderen-unteren Ende das hintere Ende des vorderen Bogenganges und an seinem hinteren-oberen Ende das vordere-innere Ende des hinteren Bogenganges auf. Der Rec. utr. (*rec*) ist die direkte Fortsetzung des Utriculus nach vorn; er ist aber geräumiger als dieser, mit unterem seitlich weit ausladendem Boden, in welchem die ovale Mac. ac. rec. utr. gelegen ist. Auf dieser Macula ruht der Otolith des Recessus (der sog. Lapillus). Oben, seitlich gelegen, mündet in den Recessus die äußere Ampulle und vorn die vordere Ampulle. Letztere (*aa*) ist durch eine schwache, ringförmige Einschnürung der Wand vom Rec. utr. abgegrenzt, erweitert sich dann wieder in ihrem Lumen und geht dann vorn-außen, dabei nach oben sich verjüngend, in den vorderen Bogengang über. Im Innern liegt die Cr. ac. amp. ant. Der von der Amp. ant. ausgehende Can. m. ant. (*ca*) biegt sich nach vorn-oben und dann ziemlich stark nach oben-hinten-innen, um in das untere-vordere Ende des erweiterten Sin. sup. utriculi zu münden. Die äußere Ampulle, Amp. ext. (*ae*), geht vom seitlichen äußeren Dach des Rec. utr. aus. Im Innern ihre Crista acustica bergend, gibt sie dem Can. m. ext. seinen Ursprung. Dieser krümmt sich anfangs nach außen-hinten, dabei gleichzeitig etwas nach oben verlaufend; diese Richtung wird bis zur Hälfte des kurzen Gesamtverlaufes beibehalten. In der zweiten Hälfte biegt der Kanal stark nach hinten-innen, dabei sich allmählich senkend, um dicht neben der Amp. post. in den Utriculus einzulaufen. Die Amp. post. (*ap*) geht vom Utriculus aus nach hinten. Sie beherbergt innen ihre Crista acustica und gibt nach hinten-oben-außen den Can. m. post. ab. Dieser (*cp*) wendet sich zunächst nach oben -außen, dreht dann ziemlich scharf nach oben-vorn-innen und mündet schließlich in das obere Ende des Sin. sup. ein. Am Boden des Utriculus eine Mac. negl. nachzuweisen, war ich nicht imstande. Bei *Stomias boa* liegt sie unweit des hinteren Endes des Can. utr.-sacc. am unteren Utriculusumfange.

Unter dem Utriculus liegt der eigentlich nicht sehr große Sacculus (*s*), der mit dem Utriculus durch den Can. utr.-sacc. (*cus*) in Verbindung steht. Er ist ein langgestreckt ovaler, dabei vorn und hinten abgestumpfter, seitlich ausgebuchteter Sack. Vorn reicht er ungefähr bis

zur Austrittsstelle des Can. m. ext. aus seiner Ampulle, nach hinten bis kurz hinter den Anfang der Amp. post. Am Can. utr.-sacc. entlang entsendet er gegen den Sin. sup. hin den auch hier kurzen, blind endenden Duct. end. (Taf. V, Fig. 2 *a* [*de*]). Der obere Teil der medialen Sacculusfläche wird fast in der ganzen Längsausdehnung von der im Inneren gelegenen Mac. ac. sacc. eingenommen, welche die Unterlage für den großen Otolithen (Sagitta) abgibt.

Am oberen-hinteren Sacculusumfang findet sich als mützenförmige Ausstülpung die Lagena (*l*). Sie ist durch eine Einschnürung an ihrer Ansatzfläche vom Sacculus abgegrenzt und steht mit ihm durch eine große, ovale Öffnung in Verbindung. An ihrer hinteren Wand, noch etwas medial gelegen, befindet sich die Pap. ac. lag., die auf der Innenfläche ihren Otolithen (Asteriscus) erkennen läßt.

Da ich hier auf die Verhältnisse von *Stomias boa* an den betreffenden Stellen bereits eingegangen bin, kann ich von einer weiteren Schilderung einzelner Details absehen. Nur den Umstand, daß *Stomias boa* im Gegensatz zu *Stomias colubrinus* eine Mac. negl. aufweist, möchte ich noch einmal besonders betont haben.

c) Das Gehörorgan von *Dactylostomias ater* A. Br.

Das membranöse Gehörorgan von *Dactylostomias* bietet im ganzen keine auffallenden Eigentümlichkeiten. Wie immer finden wir auch hier die üblichen Teile: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post. mit ihren entsprechenden drei Bogengängen, Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Was seine Lage anbetrifft, so beginnt das Organ kurz vor dem Übergang des Ventriculus IV in die Fossa rhomboidalis und endet ein Stück hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis, ungefähr beim Austritt des Nervus vagus und lateralis aus der Schädelkapsel.

An Nervenendstellen sind sieben vorhanden, nämlich: Mac. ac. rec. utr., die drei Cristae ac. der Ampullen, Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

Der ziemlich enge Utriculus (Textfig. 4, *a* u. *b* [*u*]) senkt sich von hinten nach vorn kontinuierlich in die Tiefe; nach oben geht er in einen kurzen Sin. sup. (*ss*) über, nach vorn setzt er sich in den seitlich etwas erweiterten, nach unten sich senkenden Rec. utr. (*rec*) fort, der am Boden die Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus) trägt. Diese Stelle kommt äußerlich zum Ausdruck am tiefsten Punkte der unteren Begrenzungslinie des Rec. utr. Am oberen-äußeren Ende des Rec. utr. mündet die Amp. ant. (*aa*) ein. Diese geht nach vorn-oben-außen in den Can. m.

ant. (*ca*) über, der bald nach hinten-innen-oben umbiegt und dann, geringfügig sich senkend, in das obere Ende des Sin. sup. einmündet. Die Amp. ext. (*ae*), an der oberen-äußeren Wandung des Rec. utr. gelegen, geht in einen verhältnismäßig langen, ringförmig gebogenen, von vorn nach hinten aufsteigenden Can. m. ext. (*ce*) über, der am unteren Ende des Sin. sup. in den Utriculus einmündet. Die Amp. post. (*ap.*), wie gewöhnlich vom hintern Ende des Utriculus ausgehend, setzt sich in den Can. m. post. (*cp*) fort, der nach hinten-oben-außen aufsteigend sich dann schnell nach vorn-innen und schließlich unten wendet, um in den Sin. sup. utr. einzulaufen. Am Boden des Utriculus konnte ich keinen Can. utr.-sacc. auffinden, dagegen beobachtete ich hier eine Mac. negl., die kurz hinter der Berührungsstelle von Utriculus und Sacculus, in der Nähe der Einmündung des Can. m. ext. in den Utriculus, gelegen ist.



Textfig. 4*a* und *b*.
Dactylostomias ater A. Br. 40:1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Der dem unteren Umfange des Utriculus auf eine kurze Strecke dicht anliegende Sacculus (*s*) ist ein länglich-ovales Gebilde, vorn zugespitzt, hinten stumpf endend. An seiner medialen Wand befindet sich die Mac. ac. sacc. mit dem großen Otolithen (Sagitta); von seinem oberen Umfang steigt nach dem Sin. sup. hin der oben blind endende kurze Duct. end. (*de*) auf. Über seinem hinteren stumpfen Ende zeigt der Sacculus die mützenförmige Ausstülpung der Lagena (*l*); an ihrer medialen Wandung, dicht neben der sie vom Sacculus trennenden Falte, liegt die Pap. ac. lag. mit ihrem Otolithen (Asteriscus).

d) Das Gehörorgan von *Idiacanthus fasciola* Peters.

Das membranöse Gehörorgan von *Idiacanthus* ähnelt etwas dem eben beschriebenen. Es ist schon äußerlich charakterisiert durch die relativ geringe Größe des Sacculus gegenüber dem Utriculus.



Textfig. 5*a* und *b*.
Idiacanthus fasciola Peters. 40 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Zusammengesetzt wird es vom Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., den drei entsprechenden Bogengängen, Sacculus mit Duct. end. und der Lagena.

Das Organ beginnt kurz hinter der Hypophyse, bzw. dem Saccus vasculosus, beim Austritt der Nerven des intracraniellen gemeinsamen Ganglienkomplexes von Trigeminus und Facialis und erreicht sein Ende kurz vor Abschluß der Fossa rhomboidalis und dem Austritt des Nervus vagus und lateralis aus der hier ganz geschlossenen Schädelkapsel.

Sieben Nervenendstellen lassen sich nachweisen: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

Der ziemlich lange, nach vorn geneigte Utriculus (Textfig. 5, *a* u. *b* [*u*]) sendet nach oben-innen den kurzen, aber voluminösen Sin. sup. (*ss*) aus. Nach vorn-unten geht er in den erweiterten Rec. utr. (*rec*) über, an dessen flach gewölbtem Boden sich die Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus) befindet. Die vorn-unten vom Utriculus ausgehende Amp. ant. (*aa*) geht nach oben-außen in den Can. m. ant. (*ca*) über. Dieser dreht sich bald nach hinten-oben-innen und verläuft in dieser Richtung zum Sin. sup., in den er, erweitert und etwas nach unten umbiegend, mündet. Die vom oberen-äußeren Umfange des Recessus ausgehende Amp. ext. (*ae*) setzt sich in den ziemlich langen, von unten nach oben verstreichenden, etwa ringförmigen Can. m. ext. (*ce*) fort, welcher, der hinteren Ampulle dicht anliegend, erweitert am unteren Ende des Sin. sup. in den Utriculus einläuft. Die Amp. post. (*ap*) geht vom hinteren, ziemlich kurzen, aber geräumigen Ende des Utriculus nach außen-hinten aus und setzt sich in den Can. m. post. (*cp*) fort, welcher, gleich nach oben-vorn-innen sich wendend, nach nur kurzem Verlauf mit dem oberen Ende des Sin. sup. sich vereinigt. Überhaupt zeigt der Can. m. post. eine auffallende Kürze im Vergleich mit dem Can. m. ant., mit welchem er einen sehr stumpfen Winkel bildet. Kurz hinter der Mitte senkt sich der Utriculus mit seinem unteren Umfange wieder etwas in die Tiefe. Diese Stelle charakterisiert die engste Berührung zwischen Utriculus und Sacculus, die hier durch einen sehr engen, auf der Figur wegen seiner Lage nicht sichtbaren Can. utr.-sacc. verbunden sind. Unmittelbar hinter diesem, nach der hinteren Ampulle zu, liegt am Boden des Utriculus die Mac. negl.

Der Sacculus (*s*) ist verhältnismäßig klein, von ovaler Gestalt, vorn zugespitzt, hinten abgestumpft. Er trägt an der medialen Wand die lange, aber sehr schmale Mac. ac. sacc. und birgt den im Vergleich zur Maculagröße ziemlich ansehnlichen Otolithen (Sagitta). Der Duct. end. (*de*), wie immer blind geschlossen, verläßt den Sacculus etwa in der Mitte seines oberen-inneren Umfanges und verstreicht gegen den Sin. sup. hinauf. Nach hinten-oben stülpt sich der Sacculus zu der von ihm

nur sehr wenig, durch eine niedrige mediale Falte der Wand, abgegrenzten Lagena (*l*) aus; an ihrer medialen Wand findet sich die kleine Pap. ac. lag. mit ihrem Otolithen (Asteriscus).

e) Das Gehörorgan von *Malacosteus indicus* Günther.

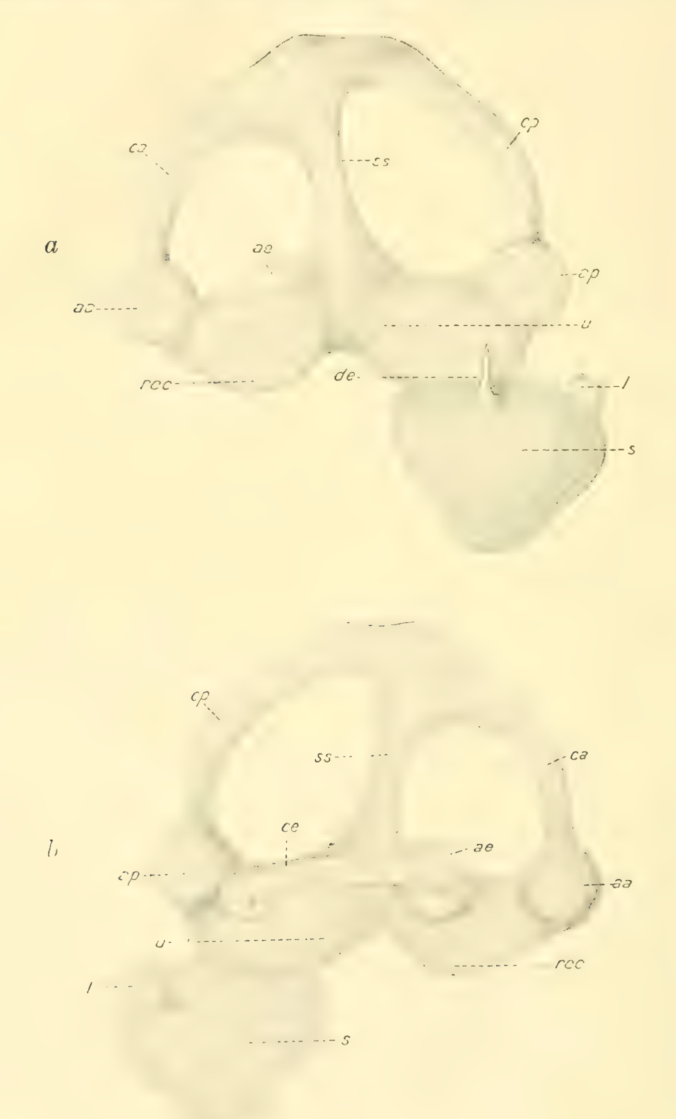
Schon bei einer oberflächlichen Betrachtung des membranösen Gehörorganes von *Malacosteus* fällt das Zurücktreten des Sacculus hinter den Utriculuskomplex wie auch die eigentümliche Lage, die dem Sacculus dabei zukommt, auf. Die üblichen Komponenten lassen sich auch hier leicht nachwei en: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Ampulla und Can. m. ant., Ampulla und Can. m. ext., Ampulla und Can. m. post., Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Hinsichtlich seiner Lage ist folgendes zu bemerken: Das Organ beginnt am Chiasma nervorum opticorum, das hier fast genau in Höhe der Verbindungslinie der Mitten beider Augenbulben gelegen ist, zugleich mit dem Stammteil des Hinterhirns und den zur Seite der Valvula cerebelli belegenen Tori semicirculares. Zum Vergleich liegt die Hypophyse dieses Tieres ungefähr in gleicher Höhe mit dem Rec. utr., bzw. dem Anfang der Amp. ext. Es endet hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis, d. h. kurz hinter der Austrittsstelle der vereinigten Nervi: vagus und lateralis.

Im ganzen beobachten wir sieben Nervenendstellen: Mac. ac. rec. utr., Cr. ac. amp. ant., Cr. ac. amp. ext., Cr. ac. amp. post., Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

Vom horizontal liegenden Utriculus (Textfig. 6, *a* u. *b* [*u*]) steigt ungefähr in der Mitte mit breitem kraterförmigen unteren Ende der ziemlich hohe Sin. sup. (*ss*) hinauf, der sich oben ebenfalls kraterförmig erweitert und hier den von vorn-außen-unten kommenden Can. m. ant., sowie den von links-außen-unten aufsteigenden Can. m. post. aufnimmt. Hinter dem Sin. sup. verengt sich der vordere Teil des Utriculus etwas, erweitert sich aber sofort wieder zu dem ziemlich geräumigen Rec. utr. (*rec*), welcher unten am Boden die Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus) trägt. Nach vorn-oben geht der Recessus in die Amp. ant. (*aa*) über, die sich ihrerseits in den Can. m. ant. (*ca*) fortsetzt. Dieser steigt gleich nach oben und etwas nach vorn, biegt sehr bald nach hinten-oben-innen um und verläuft in dieser Richtung nach dem oberen Ende des Sin. sup. Mit diesem vereinigt er sich, nachdem er zuvor an Lumen noch bedeutend zugenommen hat. Mit dieser Stelle ist auch der am meisten median gelegene Punkt des ganzen Organes erreicht. Die Amp. ext. (*ae*) mit ihrem Can. m. ext. (*ce*) sitzt

dem oberen-äußeren Umfange des Rec. utr. auf. Der Kanal verläuft im ganzen entschieden nach oben; erst in seinem letzten Teile wendet



Textfig. 6*a* und *b*.
Malacosteus indicus Günther. 50 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

er sich nach innen-unten und mündet dicht neben der Ansatzstelle der Amp. post. in den Utriculus ein. Die Amp. post. (*ap*) geht wie üblich

vom hinteren Ende des Utriculus aus. Sie dreht sich stark nach außen. Von ihr entspringt, anfangs nach hinten-außen-oben verstreichend, der Can. m. post. (*cp*), welcher dann, nach innen-oben-vorn in ziemlich starker Krümmung gebogen, nur mäßig erweitert mit dem Sin. sup. sich vereinigt. Der hintere und vordere Kanal bilden dabei ungefähr den üblichen rechten Winkel. Am Boden des Utriculus, kurz vor der Einmündung des Can. ext. in den Utriculus, liegt die Macula neglecta; dagegen konnte ich hier ebensowenig wie bei *Dactylostomias* eine Kommunikationsöffnung zwischen Sacculus und Utriculus, einen Can. utr.-sacc., mit Sicherheit feststellen. Auf einer Seite schien mir allerdings beim Durchsehen der Schnittserien auf einem Schnitte eine solche zu bestehen; da ich aber auf der andern Seite ein homologes Verhalten nicht konstatieren konnte, so bin ich geneigt, dies als ein Kunstprodukt aufzufassen und lieber nicht von einer sehr engen Kommunikationsöffnung zu sprechen.

Der Sacculus (*s*) ist verhältnismäßig klein, besonders wenn man ihn im Verhältnis zum ganzen Organ betrachtet, und zeigt eine merkwürdige Lage dadurch, daß er erst hinter dem Sin. sup. beginnt und die Amp. post. nur um wenig nach hinten überragt. Er birgt in sich die medial gelegene Mac. ac. sacc., die sich fast über seine ganze Längsausdehnung erstreckt, dabei aber mehr nach seinem Boden zu gelegen ist. Sie dient dem ziemlich länglichen Otolithen (Sagitta) als Unterlage. Etwa in der Mitte des medialen oberen Sacculusumfanges entspringt aus diesem der kurze, blind endende Duct. end. (*de*), der sich eng an die mediale Wand des hinteren Utriculusteiles anschmiegt. An der hinteren, stumpfen Seite des Sacculus sitzt nach hinten-außen als mützenförmige Ausstülpung die Lagena (*l*), die in ihrer ganzen Ansatzfläche mit dem Sacculus kommuniziert. Sie birgt die ebenfalls nach hintenaußen gelegene Pap. ac. lag. mit ihrem Otolithen (Asteriscus).

f) Das Gehörorgan von *Stylophthalmus paradoxus* A. Br.

Vom gewöhnlichen Teleostiertypus in mancher Beziehung abweichend, ist das membranöse Gehörorgan von *Stylophthalmus* sehr eigentümlich gebaut. Als Homologon könnte man ihm etwa die von Retzius angegebenen Verhältnisse bei den Lophobranchiern zur Seite stellen, von denen er *Siphonostoma typhle* Kp. und *Hippocampus brevirostris* Leach untersuchte (81, S. 98—100, Taf. XVI).

Man unterscheidet an ihm folgende Teile: »Utriculus« mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., mit den entsprechenden drei Bogengängen und den vom »Utriculus« in nichts

abgetrennten Sacculus. Überhaupt bilden Utriculus, Rec. utr. und Sacculus einen einheitlichen Hohlraum, einen Sacculo-utriculus, den man an der Hand der in ihm gelegenen Nervenendstellen und Otolithen unschwer als solchen zu identifizieren vermag. Eine Lagena fehlt, und das ist das im Vergleich mit den Lophobranchiern Unterscheidende und Neue, was sich vielleicht durch die Anpassung an das Leben in der Tiefsee herausgebildet hat.

Erwähnt sei hier auch, daß ein zweites wegen des größeren Umfanges des Gehörorganes anscheinend jüngeres Exemplar von *Stylophthalmus* (bei diesem Tier treten wie bei den Anguilliden mit zunehmendem Alter zunächst Reduktionen auf), welches mir zur Durchsicht zur Verfügung stand, von dem ersten noch dadurch abwich, daß es eine viel weniger stark ausgeprägte Abtrennung der einzelnen Teile gegeneinander zeigte. Es waren die Grenzwandungen der Ampullen vom Sacculo-utriculus, wie die der Ampullen von den einzelnen Gängen nur sehr gering entwickelt, und ich bin geneigt, dies mit dem von Retzius an *Hippocampus* gemachten Befund zu vergleichen, wo er direkt von »rudimentären Bogengängen« spricht.

Das Organ beginnt mit den Lobi posteriores kurz nach dem Ende der Hypophyse und endet kurz hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis und vor Austritt der vereinigten Stämme des Nervus lateralis und vagus.

Nur fünf Nervenendstellen sind anzutreffen: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum und die Mac. ac. sacculi sive sacculo-utriculi. Eine Mac. negl. fehlt.

Der Sacculo-utriculus (»gemeinsamen Utriculosaccularraum« nennt ihn Retzius bei *Hippocampus* [S. 100]) oder »Utriculus« (Taf. V, Fig. 3, *a* u. *b* [*su*]) ist ein sehr geräumiges, fast horizontal liegendes Gebilde, von dem nach oben und etwas nach innen der breite und kurze Sin. sup. (*ss*) abgeht, in den vorderer und hinterer Bogengang oben einmünden. Nach vorn geht der »Utriculus« ohne wahrnehmbare Grenze in den Rec. utr. (*rec*) über, ein erweitertes, blasenförmiges Gebilde, das an seinem Boden eine ziemlich schmale Mac. ac. rec. utr. mit kleinem, eigentümlich kugligem Otolithen (Lapillus) trägt. Nach vorn-außen wölbt sich aus ihm die Amp. ant. (*aa*) hervor, die dem Can. m. ant. (*ca*) seinen Ursprung gibt. Nach oben-hinten und wenig nach außen entspringend, wendet sich dieser Kanal gleich nach innen und behält diese Richtung im ganzen auf seinem kurzen Verlauf bis zum Sin. sup. bei, in den er, nur etwas nach unten umbiegend, ohne Erweiterung einmündet. Die äußere Ampulle (*ae*) geht nach außen-hinten vom Rec.

utr. aus; ihre Größe ist etwas geringer als die der beiden andern Ampullen. Der von ihr abgehende ebenfalls sehr kurze Can. m. ext. (*ce*) läuft anfangs nach hinten-unten-außen, biegt aber sehr rasch nach innen um und mündet, nur wenig ansteigend und nach innen-oben-vorn gerichtet, erweitert neben der hinteren Ampulle und unmittelbar am Fuße des Sin. sup. in den »Utriculus«. Am hinteren Ende des Sacculo-utriculus sitzt die Amp. post. (*ap*). Aus ihr geht der äußerst kurze Can. m. post. (*cp*) hervor, der gleich nach oben-außen-vorn verläuft, bald aber stark nach innen-vorn sich krümmt und mit dem Sin. sup. sich vereinigt. Eine Mac. negl. konnte ich nicht wahrnehmen; desgleichen ist es hier unmöglich, von einem eigentlichen »Can. utr.-sacc.« zu sprechen.

Der untere-hintere Umfang des »Utriculus« oder besser des gemeinsamen Sacculo-utriculus entspricht nun dem Sacculus. Er bildet eine muldenförmige, geräumige Ausbuchtung, die an ihrer medialen Wandung die schmale Mac. ac. sacc. (ihre Ausdehnung wird durch den unter Taf. V, Fig. 3 *a* angebrachten Maßstrich angedeutet) mit ihrem nur kleinen Otolithen (Sagitta) trägt. Einen Duct. end. sah ich nicht, und daß dem Organ auch eine Lagena fehlte, habe ich anfangs schon zu erwähnen Gelegenheit gehabt.

Vielleicht kann man diese primitive Ausbildung des Gehörorganes mit dem Leben des Tieres in der Tiefsee in Zusammenhang bringen; denn gerade dadurch werden ja oft Verzögerungen hervorgerufen, wie sie z. B. an der Entwicklung des Knochensystems der Tiefseefische beobachtet werden. Darin ist vielleicht gleichzeitig ein Hinweis darauf enthalten, daß es sich bei *Stylophthalmus* wirklich um eine Larvenform handelt, wie dies Brauer (06, XV, I. S. 66—68) angibt; denn nur der Larve kommen ja die auf den Schnitten beobachteten so charakteristischen Stielaugen zu, welche das adulte Tier zurückgebildet hat. Wenn es aber eine Larvenform ist, so ist damit noch die Möglichkeit zu einer Weiterentwicklung zum normalen Bau gegeben. Daß aber das Gehörorgan hinsichtlich der Nervenendstellen etwa noch larval ausgebildet sei, ist mir aus zwei Gründen doch sehr unwahrscheinlich. Zunächst ist nämlich das Nervensystem bei beiden mir vorliegenden Exemplaren in seiner ganzen Kompliziertheit bei den in Betracht kommenden Teilen vollständig entwickelt. Das früher gegebene Schema trifft mit den seinerzeit besonders vermerkten Abweichungen, die lediglich das Auftreten von Anastomosen zwischen den sonst getrennten intracraniellen Ganglien des Trigeminus und Facialis betreffen, auch hier vollkommen zu. Zweitens aber möchte ich dazu eine Stelle aus

einer Arbeit von Tschernoff (09, S. 91) zitieren, der über den Bau des Gehörorganes von *Exocoetus* sagt: »Das Gehörorgan bei einem 26 mm (einschl. Schwanzflosse) langen Jungfisch ist vollständig ausgebildet, mit allen acht Nervenendstellen versehen und lateral von der knorpligen Ohrkapsel umgeben. Es unterscheidet sich vom Ohre des erwachsenen Fisches durch die bezüglich zu dem Sinus superior verminderte Länge der Bogengänge, die enorm große Lagena und den schwächer entwickelten Sacculus, der den sich entwickelnden Otolithen, Sagitta, trägt. Die Veränderung der Korrelation der Bestandteile beim erwachsenen Fische spricht sich durch die Verlängerung der Bogengänge und die bedeutende Vergrößerung des Sacculus aus; daher gibt die allgemeine Form keinen Grund, dieses membranöse Gehörorgan als ein mit einem aufs mindeste reduzierten Sacculus, wie es Retzius macht, anzunehmen.«

Betrachten wir unter diesem Gesichtspunkte einmal unsere Befunde an *Stylophthalmus*, so werden wir, falls es sich wirklich um eine Larvenform handelt, und wenn wir einmal die eventuelle Ausbildung der noch larvalen Charaktere annehmen, nur erwarten dürfen, daß die Bogengänge sich vergrößern und auch vielleicht der Sacculus an Größe gewinnt, sich deutlicher vom Utriculus abgrenzt und damit die jetzt vorhandene gemeinsame Mac. ac. sacculo-utriculi zur Mac. ac. sacc. wird. Dann läßt sich das Organ ganz bequem in die ohnehin einige Abweichungen zeigende Familie der Stomiatiden eingliedern. Nimmermehr aber werden wir hoffen können, daß es noch zur Ausbildung einer Mac. negl. oder gar zum Auftreten einer Lagena mit Pap. ac. lag. und Otolithen kommen möge; sie hätten sonst schon längst angelegt sein müssen.

3. Familie: Sternoptychidae.

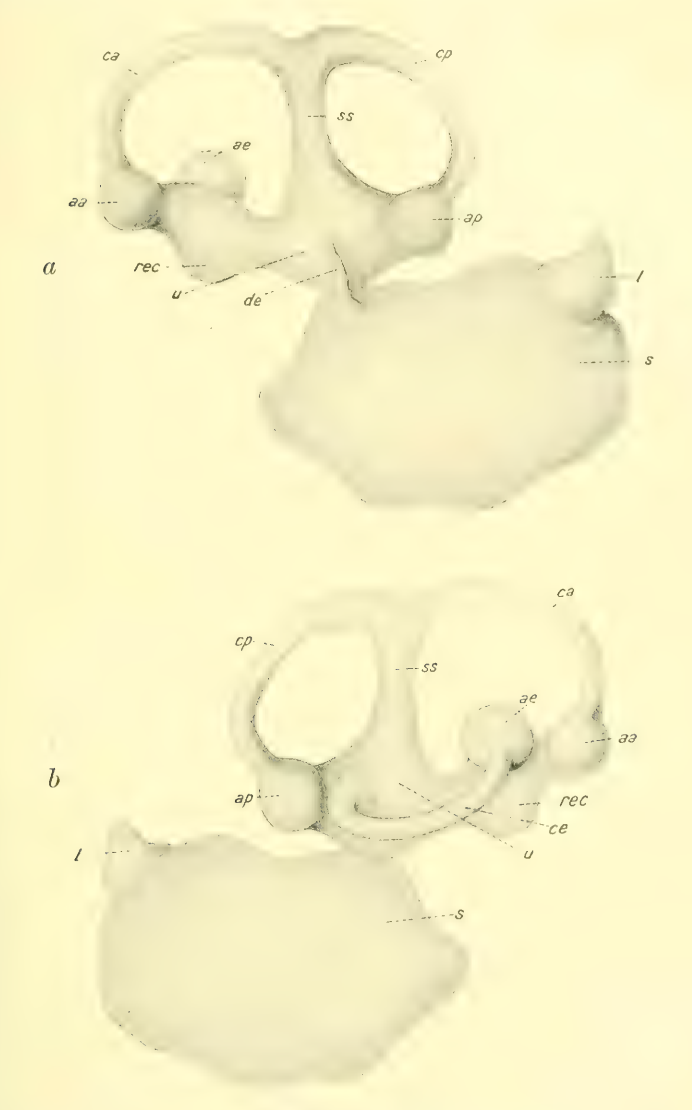
a) Das Gehörorgan von *Gonostoma denudatum* Rafinesque.

Das membranöse Gehörorgan dieses ersten Vertreters der Familie der Sternoptychiden zeigt den gewöhnlichen Teleostierbautyp. Auffallend ist nur die gewaltige Größe des Sacculus und sein Hinausragen weit über das hintere Ende des Utricularkomplexes.

Wie gewöhnlich konstatieren wir an ihm: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., die dazu gehörenden drei halbzirkelförmigen Kanäle, Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Das Organ beginnt in der Mitte der Hypophyse, kurz nach Austritt der Optici und endet erst ein bedeutendes Stück hinter der Ein-

mündung der vereinigten Stämme des Lateralis und Vagus in die Schädelkapsel.



Textfig. 7 *a* und *b*.

Gonostoma denudatum Rafinesque. 18,75 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Sieben Nervenendstellen sind vorhanden: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

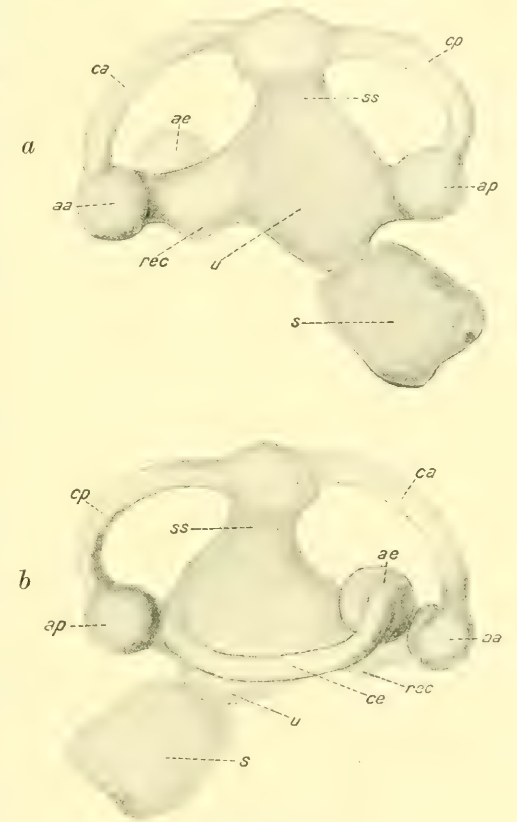
Der geräumige, horizontal liegende Utriculus (Textfig. 7 *a* u. *b* [*u*])

entläßt ungefähr in seiner Mitte, nach oben-innen den ziemlich hohen Sin. sup. (*ss*), der an seinem oberen Ende von unten-außen-vorn den Can. m. ant., von unten-außen-hinten den Can. m. post. aufnimmt. Nach vorn, von der Ansatzstelle des Sin. sup. aus, engt sich der Utriculus eine kleine Strecke stark ein, um sich danach sofort wieder zu einer blasenförmigen Aussackung, dem Rec. utr. (*rec*), zu erweitern. Dieser trägt an seinem schalenförmig verbreiterten unteren Umfange die breite Mac. ac. rec. utr., auf welcher der Lapillus gelegen ist. Nach vorn verengert sich der Utriculus dann wieder und geht in die Ampulla ant. (*aa*) über, die ihm, nach vorn-oben-außen gerichtet, aufsitzt. Der aus ihr hervorgehende Can. m. ant. (*ca*), anfangs im Richtungssinne der Ampulle verstreichend, biegt sehr rasch in scharfer Krümmung nach hinten-oben-innen um und behält diese Richtung im wesentlichen auf seinem weiteren Wege bei, bis er erweitert in das obere Ende des Sin. sup. einläuft. An der oberen-äußeren Wandung des Rec. utr. befindet sich die Amp. ext. (*ae*), die den nicht allzulangen, fast horizontal und ringförmig verlaufenden Can. m. ext. (*ce*) entsendet. Dieser mündet, im Anfangsteile etwas nach hinten-unten-außen verstreichend, dann nach hinten-innen und wenig nach oben gedreht, in unmittelbarer Nachbarschaft der Amp. post. erweitert in den Utriculus ein. Die Amp. post. (*ap*), die den Utriculus nach hinten abschließt, gibt dem Can. m. post. (*cp*) seinen Ursprung. Der Bogengang verläuft zunächst wie die Ampulle nach hinten-außen-oben, biegt dann ziemlich plötzlich nach vorn-innen-oben um und mündet so, etwas an Lumen gewinnend, in den Sin. sup. ein. Die beiden Vertikalkanäle bilden damit ungefähr einen rechten Winkel. Am Boden des Utriculus, ungefähr unterhalb der weiten Einmündung des Can. m. ext. in diesen (in der Innenansicht bald hinter dem Duct. end.), liegt die wohl ausgebildete Mac. negl. Einen Can. utr.-sacc. habe ich dagegen nicht konstatieren können auf der kurzen Strecke, wo diese beiden Gebilde in enger Berührung verlaufen.

Der gewaltige, vorn spitze, hinten stumpfe, geräumige Sacculus (*s*) reicht vom Ende des Rec. utr. aus weit über das hintere Ende des Utriculusteiles hinaus. An seiner medialen Wandung trägt er die auf die ganze Längsausdehnung sich erstreckende Mac. ac. sacc., auf der die lange aber flache Sagitta gelegen ist. In der Nähe des Sin. sup. geht der Sacculus in den kurzen, blind geschlossenen Duct. end. (*de*) über, der medial nach oben verstreicht. An der hinteren medialen Wandung des Sacculus sitzt die wohlentwickelte Lagena (*l*), die in ihrer Ansatzfläche fast ringförmig vom Sacculus abgesetzt ist. Sie trägt, ebenfalls medial, die Pap. ac. lag., auf der der Asteriscus gelegen ist.

b) Das Gehörorgan von *Cyclothone livida* A. Br.

Ich verweise hier zunächst auf die Angaben, die Gierse (04, S. 15, 16) über das membranöse Gehörorgan von *Cyclothone acclinidens* gemacht hat. Gierse stellte zuerst das Fehlen der Lagena bei diesem Tiefseefisch fest, eine Erscheinung, die bis dahin nur von *Chimaera monstrosa*, einem Vertreter der Holocephalen bekannt war (Retzius, 81, S. 102—104, Taf. XVII, Fig. 1—12; Wiedersheim, 02, S. 321, Anm.). Da er aber neben der Aufzählung der einzelnen Teile nur einige Schnittzeichnungen vom Gehörorgan gibt, so scheint es mir doch angebracht, eine Gesamtabbildung davon zu bringen und etwas näher auf den Verlauf und die gegenseitige Lagebeziehung der einzelnen Teile einzugehen.



Textfig. 8*a* und *b*.
Cyclothone livida A. Br. 50:1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Der Utriculus (Textfig. 8, *a* u. *b* [*u*]) folgt der vom Gehirn vorgezeichneten Biegung, d. h. er verläuft von vorn-rechts-oben, dabei ventral fast kontinuierlich in die Tiefe sinkend, nach hinten-links-unten, um in seinem letzten Teile der Medulla oblongata, wieder mehr dorsal gewendet, dicht parallel zu verstreichen. Von der vorderen Ampulle aus gewinnt der Utriculus rasch an Lumen, das sein Maximum an der Stelle erreicht, wo der Rec. utr. (*rec*) mit seiner Mac. ac. rec. utr. und seinem Otolithen (Lapillus) gelegen ist. Von da an verengert sich der Utriculus wieder, gewinnt aber immer mehr an vertikaler Ausdehnung und geht allmählich in den sehr breiten, dabei aber ziemlich

flachen Sin. sup. utr. (*ss*) über. Währenddessen ist die Utriculuswand immer mehr in die Tiefe gesunken. Ihr tiefster Punkt liegt dort, wo der Sin. sup. wieder in den hinteren Utriculusraum übergeht, der an Lumen etwas gewinnt, an Höhen- und Tiefenausdehnung bis zur hinteren Ampulle aber immer abnimmt. Am vorderen Ende des Utriculus gibt die Amp. ant. (*aa*) mit ihrer Crista ac. dem Can. m. ant. (*ca*) seinen Ursprung. Dieser verläuft, rechts-oben-außen entspringend, in fortwährender Krümmung nach links-hinten-innen und mündet in den an seinem oberen Ende erweiterten Sin. sup. ein. Am äußeren-oberen Umfang des Rec. utr., dicht neben der vorderen Ampulle, sitzt die Amp. ext. (*ae*). Sie findet ihre Fortsetzung im Can. m. ext. (*ce*), welcher anfangs fast genau nach rechts-außen gerichtet, sich dann immer mehr nach innen-unten wendet und, wieder nach oben-innen verstreichend, kurz vor der Ampulla post. in den Utriculus einmündet. Die hintere Ampulle (*ap*) mit ihrer Crista ac. ist der Ausgangspunkt des hinteren Bogenganges (*cp*). Dieser ist in seinem Verlauf kürzer als der Can. m. ant. Nach rechts-hinten-außen aus der Ampulle entspringend, dreht er sich kurz darauf in scharfer Krümmung nach links-innen-vorn und vereinigt sich mit dem hinteren Ende des Sin. sup. Damit stehen die Ebenen der beiden Vertikalkanäle annähernd rechtwinklig aufeinander.

Was weiter den Sacculus von Cyclothone anbetrifft, so zeigen die beigegebenen Abbildungen (Textfig. 8, *a* u. *b* [*s*]) seine ungefähre Form. Im Innern liegt an seiner medialen Wandung die große Mac. ac. sacc. mit ihrem ziemlich großen Otolithen (Sagitta). Er berührt die ventrale Utriculuswand etwa an der Stelle ihrer tiefsten ventralen Senkung. Einen Can. utr.-sacc. hier wahrzunehmen, wie ihn Gierse (04, S.65) als anscheinend konstant auftretend beschreibt, bin ich nicht imstande gewesen, trotzdem ich acht Exemplare untersuchte. *Cyclothone livida* A. Br., *C. signata* Garm., *C. microdon* Gthr., *C. acclinidens* Garm. zeigen alle dasselbe Verhalten. Ich kann daher auch auf Details in der anatomischen Beschaffenheit ihrer Gehörorgane verzichten, nachdem ich eine Species genauer geschildert habe.

Einen Duct. end. habe ich nicht entdecken können; auch Gierse hat kein derartiges Gebilde beobachtet, sonst hätte er es wohl beschrieben. Eine Lagena fehlt vollkommen. Es ist auch nicht die geringste Spur etwa einer besonderen Nervenendigung oder gar eines Asteriscus wahrzunehmen.

Von der Lage des Gesamtorganes im Schädel ist noch zu erwähnen, daß dieses kurz vor Anfang der Lobi laterales und des Infundibulums

beginnt und mit dem Austritt des Lateralis-vaguskomplexes aus der Schädelkapsel sein Ende erreicht.

Auf den Verlauf der Nerven zu den Endstellen im Gehörorgane — wir unterscheiden hier: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum und Mac. ac. sacc., also nur fünf wie bei *Stylophthalmus* — näher einzugehen, kann ich mir schon aus dem Grunde versagen, weil die diesbezüglichen Verhältnisse bereits von GIERSE hinreichend erläutert sind (04, Taf. XV, Fig. 4 und 5). Nur soviel möchte ich noch erwähnen, daß es mir nicht möglich war, eine Mac. negl. bei auch nur einem der acht Exemplare zu finden, wie dies GIERSE allerdings auch nur in einem Falle (von einem der zehn untersuchten Exemplare) beschreibt und abbildet (04, S. 65, Taf. XVI, Fig. 24 *mn*). Ich sehe mich daher genötigt, das Auftreten einer Mac. negl. bei *Cyclothone* zu verneinen, glaube aber, daß hier ein vorzügliches Beispiel für den »rudimentären Charakter« (WIEDERSHEIM 02, S. 318) dieses Organes gegeben ist.

c) Das Gehörorgan von *Vinciguerria lucetia* (Garman). (Syn. *Maurolicus lucetius* Garman.)

Das membranöse Gehörorgan dieses Fisches ist normal gebaut; als besondere Eigentümlichkeit könnte man vielleicht den hier sehr kurzen Canalis m. externus ansprechen, falls man nicht lieber das Überwiegen des gesamten Utricularkomplexes gegenüber dem Sacculus mit Lagena als Hauptcharakteristikum auffassen will.

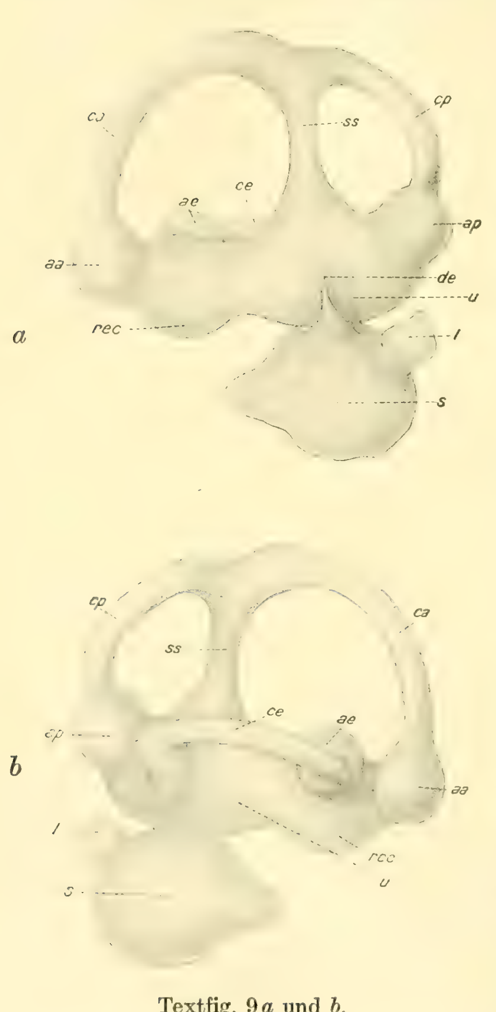
Die folgenden Teile setzen es zusammen: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Ampulla und Can. m. ant., Ampulla und Can. m. ext., Ampulla und Can. m. post., Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Das Organ beginnt zugleich mit dem Anfang der Hypophyse, die hier ziemlich bedeutend hinter dem Chiasma nerv. opt. liegt, und dem Anfang der Valvula cerebelli; es erstreckt sich nach hinten bis zum Austritt der vereinigten Nervenstämme des Lateralis und Vagus, d. i. kurz nach Abschluß der Fossa rhomboidalis.

Sieben Nervenendstellen kommen dem Organ zu: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und eine wohlentwickelte Mac. negl.

Der Utriculus (Textfig. 9, *a* u. *b* [*u*]) ist ein horizontal liegendes, geräumiges Gebilde, das etwas hinter seiner Mitte nach oben-innen den schmalen, aber mit breiter kraterartiger Ansatzfläche ausgehenden Sin. sup. (*ss*) entsendet. Dieser nimmt an seinem oberen Ende von vorn-oben bzw. von hinten-unten den vorderen und hinteren Bogengang auf; dabei bilden die beiden Kanäle einen ziemlich stumpfen Winkel

miteinander. Nach vorn erweitert sich der Utriculus nach einer kurzstreckigen Einschnürung wieder blasenförmig zum Rec. utr. (*rec*), an dessen breitem muldenförmigen Boden die lange und breite Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus) gelegen ist. Den Abschluß des Rec. utr. nach vorn-außen-oben bildet die Ampulla ant. (*aa*). Aus ihr kommt der Can. m. ant. (*ca*). Auf seinem langen Laufe geht er zunächst nach vorn-außen-oben, biegt dann allmählich, doch kontinuierlich, nach hinten-innen-oben, senkt sich endlich ein wenig nach hinten-innen-unten und mündet, zugleich sich erweiternd, in den Sin. sup. ein. Wie gewöhnlich sitzt die Amp. ext. (*ae*) am äußeren-oberen Umfang des Rec. utr. auf. Aus ihr entspringt der, wie schon erwähnt, sehr kurze, ringförmige Can. m. ext. (*ce*). Bis zur Mitte etwa steigt der Kanal nach hinten-außen-oben, wendet sich dann nach hinten-innen-unten und mündet mit gewaltiger Erweiterung neben der Amp. post. in den Utriculus ein. Am kurzen hinteren Abschnitt des Utriculus sitzt nach hinten-außen-oben die Amp. post. (*ap*) auf. Sie entsendet den kurzen Can. m. post. (*cp*) anfangs nach hinten-außen-oben. Bald krümmt sich dieser Bogengang jedoch stark nach vorn-innen-oben und mündet in dieser Richtung mit geringer Erweiterung, und zwar noch von unten her, in den Sin. sup. ein. Am Boden des Utriculus liegt, gerade in der auf Textfig. 9 *b* gezeichneten kleinen Delle



Textfig. 9 *a* und *b*.
Vinciguerria lucetia Garm. 75 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

unterhalb der Einmündung des Can. m. ext. in den Utriculus, die ziemlich große und breite Mac. negl. Kurz davor, nach dem Rec. utr. zu, ist die kleine Kommunikationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus, der Can. utr.-sacc., gelegen.

Der Sacculus (*s*) von der bekannten kartoffelartigen Gestalt, vorn spitz, hinten stumpf zulaufend, trägt an seiner medialen Wand die enorm breite und sehr lange Mac. ac.sacc. mit ihrem ziemlich breiten Otolithen (Sagitta). Von der oberen Wandung des Sacculus steigt, oben blind endend, der gut ausgeprägte Duct. end. (*de*) nach dem Sin. sup. zu hinauf. Am hinteren medialen Umfange des Sacculus sitzt die deutlich durch eine Einschnürung abgegrenzte ziemlich große Lagena (*l*). Auch sie hat an ihrer medialen Wandung die gut entwickelte Pap. ac. lagenae. Dagegen konnte ich den ihr zukommenden Asteriscus, ihren Otolithen, auf keinem Schnitte der zwei untersuchten Tiere auch nur in einer Spur nachweisen. Ob hiermit ein Übergang zu dem Verhalten von Cyclothone angebahnt ist, was an sich zu denken wäre, möchte ich doch nicht zu entscheiden wagen. Vielleicht werden weitere neuere Forschungen, die mehr Beobachtungsmaterial zur Verfügung haben, den definitiven Entscheid in dieser Frage liefern können.

d) Das Gehörorgan von *Argyropelecus hemigymnus* Cocco.

Wie ich schon mehrfach erwähnt habe, ist dieses Gehörorgan bereits von Handrick (01, S. 4, 15, 50, 51; Taf. I, Fig. 5—12, Taf. IV, Fig. 12) eingehend behandelt worden. Ich darf mich aus diesem Grunde damit begnügen, nur einige für die spätere Vergleichung wichtige Momente herauszuheben.

Das Organ zeigt die normal an ihm wahrzunehmenden Teile und erstreckt sich etwa vom Chiasma nervorum opticorum an bis hin zum Ursprung der Vagusgruppe. Taf. IV, Fig. 12 versinnlicht schematisch dieses Verhalten.

An Nervenendstellen sind sechs anzutreffen: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc. und Pap. ac. lag. Eine Mac. negl. hat Handrick nicht finden können (S. 51).

Vom membranösen Organ selbst will ich nur noch die Existenz eines wohlentwickelten Can. utr.-sacc. bemerken, die Handrick auf Taf. I, Fig. 11 mit einer Abbildung belegt.

e) Das Gehörorgan von *Sternoptyx diaphana* Hermann.

Im membranösen Gehörorgan von *Sternoptyx* haben wir einen in mancher Beziehung abweichenden Typus vor uns. Nicht allein der

eigentümlich gebogene und an seinem oberen Ende monströs erweiterte Sinus superior verleiht ihm ein besonderes Aussehen, sondern auch vor allem der merkwürdige Verlauf des äußeren Bogenganges, dem bisher noch kein Homologon an die Seite gestellt werden kann.

Wir unterscheiden an dem Organ, das sich genau wie das eben geschilderte vom Chiasma nervorum opticorum (im Gehirn ist diese Stelle durch die Commissura posterior oberhalb des Ventriculus III charakterisiert) an bis weit hinter den Abschluß der Fossa rhomboidalis und den Austritt der Vagusgruppe aus der (durch den merkwürdigen Verlauf des Canalis externus entschieden etwas abweichend gestalteten) Schädelkapsel erstreckt, die folgenden Teile: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., die drei halbzirkelförmigen Kanäle mit ihren Ampullen und Sacculus mit Duct. end. Eine Lagena fehlt hier wie bei *Cyclothone* im Gegensatz zu *Argyropelecus* (Handrick [01], Taf. I, Fig. 12 *La*), wo sie gut ausgebildet erscheint.

Nur fünf Nervenendstellen sind vorhanden: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum und die Mac. ac. sacc. Eine Mac. negl. fehlt auch hier.

Der Utriculus (Taf. V, Fig. 4, *a* u. *b* [*u*]) lehnt sich in seinem Verlauf eng an das von den Lobi optici nach hinten zur Medulla oblongata sich verjüngende Gehirn an. Dadurch kommt vor allem für seine mediale Wandung eine ziemlich starke Krümmung zustande, die auch auf der gegenüberliegenden Seite zu erkennen ist. Kurz hinter der Amp. ant. (*aa*) senkt sich der Utriculus ziemlich plötzlich in die Tiefe. Dabei nimmt sein Lumen zunächst zu, um sich aber gegen die Ausmündung des Sin. sup. (*ss*) und die Einmündung des Can. utr.-sacc. wieder beträchtlich zu verengern. An der Stelle, wo das Lumen am größten ist und wo auch gleichzeitig der tiefste Punkt in dem vorderen Abschnitt zum Ausdruck kommt — im Rec. utr. (*rec*) — liegt die Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus). Hinter der Einengung an der Einmündung des Can. utr.-sacc. erweitert sich der Utriculus ziemlich rasch wieder und wendet sich deutlich dorsal. Von der eben beschriebenen Einengung, also etwa von der Mitte des Utriculus aus, nimmt der Sin. sup. utr. (*ss*) seinen Ursprung. Er fungiert als Canalis communicans der beiden vertikalen Bogengänge und hat kurz folgenden Verlauf: er steigt zunächst ungefähr senkrecht, leicht nach hinten-innen gebogen auf und behält diese Richtung ungefähr $^2/_3$ seiner Gesamtlänge bei. Im letzten Drittel biegt er ziemlich scharf nach hinten-innen um und erweitert sich gewaltig nach der Medianlinie des Körpers zu. Die Amp. ant. (*aa*) beschließt den Utriculus, bzw. dessen Recessus nach

vorn-oben-außen. Sie ist sehr voluminös und gibt dem Can. m. ant. (*ca*) seinen Ursprung. Dieser entspringt vorn-oben-außen, verläuft in ziemlich starker Krümmung nach oben-innen immer nach der Mediane zu und vereinigt sich schließlich nach seinem langen Laufe mit dem monströs erweiterten Sin. sup. Am oberen-äußeren Umfange des Rec. utr. liegt wie üblich die Amp. ext. (*ae*), die der vorderen Ampulle an räumlicher Ausdehnung nur wenig nachsteht. Sie ist der Anfang für den Can. m. ext. (*ce*), dessen eigenartigen Verlauf die Taf. V, Fig. 4, *a* u. *b* veranschaulichen. Kurz nach seinem Ursprung an der rechten vorderen Ampullenseite wendet sich dieser Kanal in ziemlich weitem Bogen nach rechts-außen-unten. Diese Richtung wird nun auch für eine Strecke beibehalten, bis der Gang sich nach hinten-innen dreht und dabei zugleich nach oben verläuft, um dicht neben der hinteren Ampulle in den medialen Utriculusumfang zu münden. Durch diese weitausgeschweifte Krümmung ist vor allem die enorme Ausbuchtung des Schädels bedingt, der in diesem Teile seine größte Breitenausdehnung erkennen läßt. Überhaupt ist der Verlauf gerade des Can. m. ext. (*ce*) im Hinblick auf seinen Ursprung und sein Ende sehr originell, und es gewährt einen eigenartigen Anblick, beim Durchmustern einer Schnittserie zu sehen, wie an der Stelle, wo eben die Amp. post. beginnt, sich gleichzeitig mit ihr, man möchte fast sagen aus ihr, ein Kanal sich abschnürt, den man dann als die Einmündung des Can. m. ext. anzusprechen hat. Aus dem hinteren Abschnitt des Utriculus wölbt sich die bedeutend kleinere Amp. post. (*ap*) hervor, die den Abschluß des Organes nach hinten bildet. Ihr Can. m. post. (*cp*) wendet sich zunächst nach rechts-vorn-außen und mündet nach äußerst kurzem Verlauf, in seinem Fortgange immer weiter nach rechts-oben-innen sich krümmend, ebenfalls in den erweiterten Sin. sup. ein.

Zuletzt noch einige Worte über den Sacculus (*s*). Seine ungefähre Gestalt zeigen die beigegebenen Figuren. Als einfacher Sack, dessen Lumen nach hinten bis zur Mitte zunimmt, um dann bis zum Ende in demselben Maße wieder abzunehmen, hängt er mittels des gut ausgebildeten Can. utr.-sacc. (*cus*) mit dem Utriculus zusammen. An seiner medialen Wandung läuft vom oberen Teile, blind endend, der Duct. end. (*de*) entlang des Can. utr.-sacc. nach oben; ferner befindet sich hier die große Mac. ac. sacc. mit ihrem ziemlich beträchtlichen Otolithen (Sagitta). Von einer etwa irgendwie auch nur angedeuteten Lagena, bzw. einer ihr entsprechenden Nervenendstelle oder einem Asteriscus, habe ich auch nicht eine Spur nachweisen können. Das Verhalten ist demnach dem von *Chauliodus, Stylophthalmus*

und *Cyclothone* bereits mitgeteilten als vollkommen homolog anzugliedern.

4. Familie: Nemichthyidae.

a) Das Gehörorgan von *Labichthys elongatus* G. u. B.

Wegen der Identität dieses Fisches mit *Avocettina infans* Günther vergleiche man Brauer (06, XV, I, S. 129).

Das membranöse Gehörorgan dieses Nemichthyiden zeigt einige charakteristische Abweichungen von der Norm. Es mag genügen, auf den enorm ausgebildeten Utricularkomplex, dem gegenüber der Sacculus und seine Lagena auffallend zurücktreten, und auf die besondere, nach vorn gerückte Lage des Sacculus hinzuweisen.

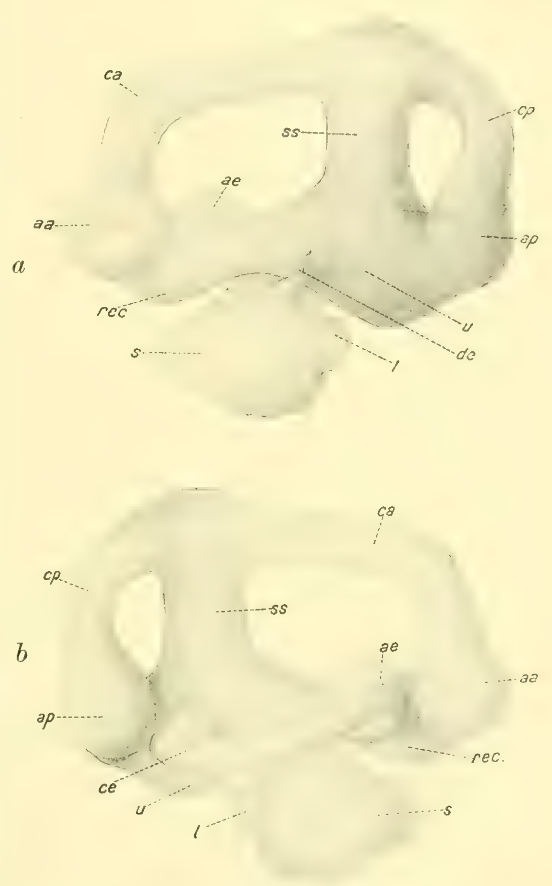
Diese sind die Teile des Organes: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utriculi, Amp. u. Can. m. ant., Amp. und Can. m. ext., Amp. und Can. m. post., Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Was die Lage des Organes anlangt, so muß ich leider auf eine völlig sichere Abgrenzung verzichten, da ich keine Gesamtbilder auf den Schnitten bekam. Es war nämlich nur etwa die Hälfte des Kopfes in Querschnittserien zerlegt, während die andre anscheinend in Sagittalschnitte zerlegt worden war; diese aber hatte ich nicht erhalten. Ungefähr liegt sein Beginn beim IV. Ventrikel, wo dieser noch vom Stammteil des Hinterhirnes und den Lobi posteriores gedeckt ist, und sein Ende fällt mit dem Abschluß der Fossa rhomboidalis entweder zusammen oder ist noch ein Stück hinter ihr gelegen.

Im ganzen begegnen wir sieben Nervenendstellen: Mac. ac. rec. utr., Crista ac. amp. ant., Cr. ac. amp. ext., Cr. ac. amp. post., Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

Vom langen und geräumigen, horizontal liegenden Utriculus (Textfig. 10, *a* u. *b* [*u*]) steigt mit breitem kraterförmigen Ansatz der in das hintere Drittel des Organes verlegte, hohe und breite Sin. sup. (*ss*), etwas nach innen verlaufend, hinauf. An seinem oberen Ende empfängt er von vorn-unten-außen den Can. m. ant., sowie den von hinten-außen-unten kommenden Can. m. post. Nach vorn zu verengt sich der Utriculus zunächst, erweitert sich aber alsbald wieder zum Rec. utr. (*rec*), der an seinem schalenförmigen Boden die breite Mac. ac. rec. utr. mit relativ kleinem Otolithen (Lapillus) trägt. Vorn-außen-oben geht der Rec. in die gewaltige Amp. ant. (*aa*) über, die sich in den langen und breiten Can. m. ant. (*ca*) fortsetzt. Dieser steigt erst ein kleines Stück nach vorn-außen-oben, wendet dann ziemlich schroff nach hinten-innen-oben und mündet, weiterhin langsam ansteigend und immer mehr

nach innen verstreichend, etwas erweitert in den Sin. sup. ein. Die ebenfalls große Amp. ext. (*ae*) wölbt sich aus der oberen-äußeren Wandung des Rec. utr. hervor. Der von ihr ausgehende schmale und nicht eben lange Can. m. ext. (*ce*) verläuft ringförmig fast horizontal und mündet am Fuße des Sin. sup. erweitert in den Utriculus ein. Nach hinten-außen-oben schließt die Amp. post. (*ap*) den Utriculus ab. Ebenso geräumig wie die vordere, gibt sie dem breiten, aber äußerst kurzen Can. m. post. (*cp*) seinen Ursprung. Dieser, anfangs nach hinten-außen-oben gerichtet, biegt plötzlich nach vorn-innen-oben, erweitert sich ein wenig und vereinigt sich mit dem Sin. sup. In ihrem letzten Teile verlaufen damit die beiden Vertikalkanäle nahezu rechtwinklig zueinander. Am Boden des Utriculus, gerade unter dem Fuße des Sin. sup. und der Einmündung des Can. m. ext. in den Utriculus, liegt, äußerlich durch die tiefste Stelle der muldenförmigen Senkung markiert, die Mac. negl. Einen Can. utr.-sacc. dagegen fand ich nicht, trotzdem auf eine lange Strecke Utriculus und Sacculus in engster Berührung miteinander verlaufen.



Textfig. 10*a* und *b*.
Labichthys elongatus G. u. B. 37,5 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Der ovale, vorn spitze, hinten stumpfe Sacculus (*s*) ist sehr klein. Er trägt an seiner medialen Wand die ziemlich breite, wenn auch nicht sehr lange Mac. ac. sacc. mit dem ihr an Breite ungefähr gleichen Otolithen (Sagitta). Von seinem oberen-inneren Umfang steigt der kurze,

oben blind endende Duct. end. (*de*), nach dem Sin. sup. hinziehend, hinauf. Am stumpfen Ende des Sacc. sitzt als kleine Aussackung, nach hinten-innen gerichtet, die Lagena (*l*). Ohne sehr deutlich vom Sacculus abgesetzt zu sein, trägt sie doch, ebenfalls an ihrer medialen Wand, die verhältnismäßig breite Pap. ac. lag. mit ziemlich großem Otolithen (Asteriscus).

b) Das Gehörorgan von *Serrivomer Beanii* Gill u. Ryder.

Das membranöse Gehörorgan von *Serrivomer*, ebenfalls einem Vertreter der Familie der Nemichthyiden, ist dem eben beschriebenen so ähnlich, daß ich ohne Bedenken auf eine bildliche Wiedergabe verzichten kann. Genau wie dort ist auch hier die überlegene Stellung des gesamten Utriculuskomplexes gegenüber dem Sacculus mit seiner Lagena zu beobachten, vor allem auch im Hinblick auf die gegenseitigen Lagebeziehungen. Denn auch bei *Serrivomer* beginnt der Sacculus schon unter dem hinteren Ende des Rec. utr., bzw. der Mac. ac. rec. utr., und endet bereits bei der Einmündung des Can. m. ext. in den Utriculus, die unterhalb der Ansatzstelle des ziemlich voluminösen Sin. sup. gelegen ist.

Dieselben Teile (einschließlich Duct. end.) sind auch hier die Komponenten des Gehörorganes und die normale Sieben-Zahl der Nervenendstellen läßt sich ebenfalls ohne Mühe nachweisen. Auffallend ist nur, daß bei *Serrivomer* kurz vor der Mac. negl. ein wohlentwickelter Can. utr.-sacc. zu erkennen ist, den ich bei *Labichthys* trotz peinlichster Durchmusterung der Schnitte vermißt habe.

Besonders angenehm war mir die Untersuchung dieses Tieres aber noch deshalb, weil sich dadurch nicht nur meine vorhin für *Labichthys* betreffs der Lage des Gehörorganes zum Gehirn gemachten Andeutungen bestätigen ließen, sondern weil ich sie hier genauer und bestimmter aussprechen kann. Danach beginnt das Organ beim 4. Ventrikel, kurz vor dem hinteren Ende des Stammteiles des Hinterhirnes und hinter der Austrittsstelle des Facialis, die von dem Foramen für den Trigeminus noch durch eine ziemlich breite, wohlausgebildete Membran getrennt ist. Das Ende aber liegt weit hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis und hinter der Öffnung für den gemeinsamen Austritt des Vago-lateraliskomplexes.

5. Familie: Scopelidae.

a) Das Gehörorgan von *Evermanella indica* spec. nov. A. Br.

Das membranöse Gehörorgan dieses Fisches, des ersten Vertreters der Familie der Scopeliden, ist vor allem durch die gewaltige Ausbildung

des Sacculus und durch die geringe Größe des äußeren und hinteren Bogenganges charakterisiert.

Es besteht wie die andern aus den folgenden Teilen: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post. mit den entsprechenden drei halbzirkelförmigen Kanälen, Sacculus (ohne daß ich einen Duct. end. an ihm hätte bemerken können) und Lagena.

Das Organ beginnt zugleich mit der Hypophyse und endet beim Austritt des Vaguskomplexes aus der Schädelkapsel.

Die Zahl 7 ist auch hier für die vorhandenen Nervenendstellen maßgebend: Mac. ac. rec. utr., die Cristae ac. der drei Ampullen, Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

Der Utriculus (Textfig. 11, *a* u. *b* [*u*]) ist ein mäßig langer, annähernd horizontal liegender Kanal, der sich erst im letzten Drittel mit breitem Anfangsstück in den Sin. sup. (*ss*) ausstülpt; dieser steigt nach oben-innen und nimmt mit nur geringer Erweiterung von vorn-außen und von hinten-außen die beiden vertikalen Bogengänge auf. Vom Ausgang des Sin. sup. aus senkt sich der Utriculus, ein wenig sich einengend, nach vorn hin und geht in den blasenförmig erweiterten Rec. utr. (*rec*) über. Dieser trägt am unteren Boden die länglich-ovale



Textfig. 11 *a* und *b*.
Evermanella indica sp. n. A. Br. 34 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus). Den Abschluß nach vorn bildet dann die Amp. ant. (*aa*), die nach oben-vorn und etwas nach außen gedreht ist und ihre Fortsetzung im Can. m. ant. (*ca*) findet. Dieser Bogengang biegt sehr bald nach innen-hinten um und mündet in kontinuierlichem Ansteigen aber Beibehaltung der angegebenen Verlaufsrichtung, mit geringer Erweiterung in den Sin. sup. ein. Die Amp. ext. (*ae*), an Gestalt etwas kleiner als die vordere Ampulle, sitzt der äußeren-oberen Wandung des Rec. utr. auf. Sie geht in den sehr kurzen und schmalen, ringförmig zu seiner Einmündungsstelle in den Utriculus (unterhalb der Ansatzstelle des Sin. sup. gelegen) gebogenen Can. m. ext. (*ce*) über, der auf seinem ganzen Wege allmählich ansteigt. Die Amp. post. (*ap*), an Größe der vorderen Ampulle gleich, bildet den Abschluß des Utriculus nach hinten. Sie entsendet nach oben-außen-hinten den Can. m. post. (*cp*), der indessen bald nach oben-innen-vorn umbiegt, um nach nur kurzem Verlauf in dieser Richtung sich nach unten-innen-vorn zu wenden und von oben her in den Sin. sup., etwas erweitert, zu verlaufen. Der Utriculus zeigt unterhalb des Sin. sup. und der Einmündungsstelle des Can. m. ext. in ihn eine geringe Ausbuchtung, in welcher die Mac. negl. gelegen ist. Eine Kommunikationsöffnung, einen Can. utr.-sacc. zwischen Utriculus und Sacculus, konnte ich aber bei *Evermanella* nicht auffinden.

Der Sacculus (*s*) ist, wie schon eingangs erwähnt wurde, ein gewaltiges Gebilde, reicht er doch vom Anfang des Rec. utr. aus bis hinter das Ende der Amp. post. Vorn spitz, hinten stumpf zulaufend, liegt er dem Utriculus unmittelbar vor der Ausbuchtung für die Mac. negl. eine Strecke eng an. Seine an der medialen Wand befindliche Mac. ac. sacc. ist sehr schmal, doch erstreckt sie sich über die ganze Längsausdehnung und dient dem ebensolangen, aber bedeutend breiteren Otolithen (Sagitta) als Unterlage. Gegenüber der Mac. ac. sacc. zeigt der Sacculus in seiner Wandung eine ziemlich lange tiefe Einbuchtung, deren Negativ vom Cranium genau wiedergegeben wird. Einen Duct. end. wahrzunehmen war ich nicht imstande. Am hinteren Umfange findet sich als Ausstülpung des Sacculus die ziemlich große, blasenförmige, an ihrer Ansatzfläche etwas eingeschnürte Lagena (*l*), an deren ebenfalls medialer Wand die Pap. ac. lag. mit ihrem Otolithen (Asteriscus) liegt.

Ich möchte dies Organ nicht verlassen, ohne die enorme Pigmentierung hervorgehoben zu haben, welche hier an den medialen Wandungen von Sin. sup., Sacculus und Lagena ausgebildet ist und die auf jedem Schnitt als scharfe schwarze Umrißlinie dieser Teile sofort

ins Auge fällt. ALEXANDER (01) hat in einer speziellen Arbeit diese Verhältnisse am Labyrinth des Menschen und der höheren Säugetiere untersucht und da ebenfalls die epitheliale Wand des Sacculus, den medialen Abschnitt des Utriculus und die Gegend des Sin. sup. utr. bei einigen Species als charakteristisch pigmentführend beobachtet. Ich habe nun bei den meisten andern Tieren, die ich untersuchte, zwar auch sehr oft gerade diese Stellen pigmentiert gefunden, jedoch niemals in dieser für *Evermanella* geradezu typischen Art und Weise.

b) Das Gehörorgan von *Dissoma anale* A. Br.

Fast das entgegengesetzte Prinzip haben wir vor uns, wenn wir das membranöse Gehörorgan dieses Fisches mit dem von *Evermanella* vergleichen. Hier tritt der Sacculus mit seiner Lagena völlig in den Hintergrund und man fühlt sich unwillkürlich an *Labichthys* erinnert, wenn man die enormen Abmessungen des Utricularkomplexes betrachtet.

Die einzelnen Teilabschnitte des Organes sind nun: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., mit den drei halbzirkelförmigen Kanälen, Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Hinsichtlich seiner Lage zum Gehirn will ich nur bemerken, daß es zugleich mit dem Stammteil des Hinterhirnes anfängt und hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis, aber noch vor dem Austritt des Vaguskomplexes, sein Ende erreicht.

Im Organinnern liegen die sieben Nervenendstellen: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

Der kurze, horizontal verlaufende Utriculus (Textfig. 12, *a* u. *b* [*u*]) entsendet in seinem hinteren Abschnitt nach oben-innen den ziemlich hohen Sin. sup. (*ss*), der an seinem oberen Ende von oben-vorn den Can. m. ant., von unten-hinten den Can. m. post. aufnimmt. Wie das allgemein der Fall ist, so engt sich auch hier der Utriculus nach vorn für ein kurzes Stück ein, erweitert sich aber gleich wieder zu der blasenförmigen Aussackung, welche den Rec. utr. (*rec*) bildet und an ihrer schalenförmigen unteren Wandung die breite und verhältnismäßig lange Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus) trägt. Weiter nach vorn-oben-außen schließt sich an den Rec. utr. die Amp. ant. (*aa*) an, aus welcher der Can. m. ant. (*ca*) hervorgeht. Dieser Bogengang, zuerst ein kurzes Stück nach vorn-oben-außen gerichtet, wendet sich sehr bald nach hinten-oben-innen in scharfer Krümmung. So läuft er eine ganze Strecke, bis er schließlich, etwas erweitert und nach hinten-

unten-innen gebogen, von oben in den Sin. sup. einläuft. Der oberen-äußeren Wandung des Rec. utr. sitzt die Amp. ext. (*ae*) auf. Sie entläßt den nur kurzen, beinahe ringförmigen Can. m. ext. (*ce*), der beim Austritt nach hinten-außen-unten geht, dann nach hinten-innen umbiegt und nach nur kurzem Verweilen in dieser Richtung nach vorn-innen-unten sich wendet; schließlich mündet er neben der hinteren Ampulle in den Utriculus ein. Die Amp. post. (*ap*), am Ende des kurzen hinteren Utriculusabschnittes gelegen, gibt dem Can. m. post. (*cp*) seinen Ursprung. Anfangs in der Richtung seiner Ampulle nach hinten-außen-oben verstreichend, biegt der Kanal rasch nach vorn-innen-oben um und mündet so, nur wenig erweitert, in den Sin. sup. ein. Damit bilden die halbzirkelförmigen Vertikalkanäle fast einen rechten Winkel. Am Boden des Utriculus, ungefähr unter der erweiterten Einmündung des Can. m. ext. in diesen, liegt die Mac. negl. Dagegen fand ich keine Kommunikationsöffnung, einen Can. utr.-sacc., am Boden, bzw. an der oberen Wandung der lange aufs innigste aneinandergeschmiegt verlaufenden Räume des Utriculus und Sacculus.



Textfig. 12*a* und *b*.
Dissoma anale A. Br. 50:1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Der kartoffelähnliche, vorn spitze, hinten stumpfe, wenig geräumige Sacculus (*s*) reicht von der Mitte des Rec. utr. bis unter die Hälfte der hinteren Ampulle. An seinem medialen Umfange trägt er die breite

und die ganze Längsausdehnung einnehmende Mac. ac. sacc., auf welcher der bedeutend schmälere Otolith (Sagitta) liegt. Etwa in der Mitte der oberen medialen Sacculuswandung entspringt der kurze blind geschlossene Duct. end. (*de*), welcher entlang der medialen Utriculuswand nach dem Sin. sup. sich hinzieht. Endlich sitzt am hinteren medialen Sacculusumfange noch die gut ausgebildete Lagena (*l*), welche durch die ringförmige Einschnürung in ihrer Ansatzfläche gut vom Sacculus abgetrennt ist. Sie zeigt an ihrer medialen Fläche eine wohlentwickelte Pap. ac. lag., deren zugehörigen Otolithen (Asteriscus) ich in meiner Schnittserie trotz genauer Nachforschung auf beiden Seiten nicht finden konnte. Er scheint hier also zu fehlen, wie ich das schon für *Vinciguerria lucetia* angegeben habe.

c) Das Gehörorgan von *Chlorophthalmus Agassizii* Bonaparte.

Das membranöse Gehörorgan von *Chlorophthalmus* ist so typisch normal gebaut, daß ich davon absehe, eine besondere Abbildung oder Beschreibung von ihm zu geben.

Es ähnelt sehr dem Verhalten von *Evermanella*, hat aber einen deutlich ausgeprägten Duct. end. am gewaltig entwickelten Sacculus, welcher hier schon unter der Amp. ant. beginnt und einschließlich Lagena erst unter der Amp. post. seinen Abschluß findet. Die für die Scopeliden anscheinend konstante Mac. negl. läßt sich auch hier mit Leichtigkeit nachweisen; dagegen tritt hier ein Can. utr.-sacc. auf, den alle untersuchten Vertreter dieser Tiefseefischfamilie durchweg vermissen lassen.

Ich begnüge mich mit der Konstatierung dieser Haupttatsachen und füge nur noch hinzu, daß der Anfang des Organes durch das extracranielle Trigeminusganglion und den Beginn der Valvula cerebelli charakterisiert ist, sein Ende hingegen hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis und dem Austritt der Vagusgruppe gelegen ist.

d) Das Gehörorgan von *Myctophum Benoiti Reinhardti* (Lütken) A. Br.

Das membranöse Gehörorgan dieses Fisches läßt unschwer eine gewisse Ähnlichkeit mit dem von *Malacosteus* erkennen, die vor allem in den fast übereinstimmenden Lagebeziehungen des Sacculus mit seiner Lagena zu dem Gesamtutriculus zur Geltung kommt.

Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. und Can. m. ant., Amp. und Can. m. ext., Amp. und Can. m. post., Sacculus und Lagena bauen das Organ auf.

Es beginnt kurz vor der Hypophyse und endet kurz hinter der Austrittsöffnung für den Vaguskomplex aus der Schädelkapsel.

Die Zahl der im Organ auftretenden Nervenendstellen beträgt sieben, nämlich: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

Der Utriculus (Taf. VI, Fig. 7, *a* u. *b* [*u*]) ist eine lange Röhre, die eng dem nach der Medulla oblongata zu sich verjüngenden Gehirn angeschmiegt verläuft. Nach oben und ein wenig nach innen entsendet er den ziemlich hohen Sin. sup. (*ss*). Von da aus senkt sich der Utriculus etwas und erweitert sich dabei zum Rec. utr. (*rec*). Dieser trägt am Boden die länglich-ovale Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus) und geht vorn-außen, dabei sich verjüngend und dorsal ansteigend, in die Amp. ant. (*aa*) über. Nach oben-vorn-außen gerichtet gibt diese dem Can. m. ant. (*ca*) seinen Ursprung. Der steigt zuerst in derselben Richtung nach oben, krümmt sich dann allmählich nach hinten-innen-oben und endet im Gipfel des Sin. sup. Damit ist zugleich der am meisten median gelegene Punkt des Organes erreicht. Von dem äußeren-oberen Umfange des Rec. utr. geht die Amp. ext. (*ae*) aus und setzt sich in den ziemlich kurzen Can. m. ext. (*ce*) fort. Dieser Bogengang zieht anfangs ein kurzes Stück nach hinten-außen, biegt dann bald stark nach innen-unten um und öffnet sich neben, d. h. nur wenig von der Einmündung der hinteren Ampulle in den hinteren Utriculusabschnitt entfernt, in den Utricularraum. Dabei wendet sich der Can. m. ext. im letzten Teile seiner Bahn wieder nach oben, behält noch eine Strecke seine Krümmung nach hinten-innen bei und läßt diese dann in eine Krümmung nach innen-vorn übergehen. Nach hinten bildet die Amp. post. (*ap*) den Abschluß des Utriculus. Sie entläßt den Can. m. post. (*cp*), der in seinem Anfangsteile nach hinten-oben-außen gerichtet ist. Bald jedoch biegt er scharf nach vorn-oben-innen und vereinigt sich mit dem oberen Ende des Sin. sup. utr. Am Boden des Utriculus konnte ich bei keinem der fünf untersuchten Exemplare einen Can. utr.-sacc. nachweisen; nur eine innige Berührung der Wandungen des Utriculus und Sacculus läßt sich auf mehreren Schnitten erkennen. Dagegen findet sich am untern Utriculusumfange ungefähr in gleicher Höhe mit der Einmündung des Can. m. ext. die Mac. negl. mit einem »otolithenartigen« Gebilde, eine Erscheinung, die ich schon für *Microstoma* und *Argentina* berichtet habe. Während aber bei diesen Fischen das Gebilde mehr einer mit dem Epithel der Wandung des Organinnern in Verbindung stehenden Membran glich, so liegt es hier vollkommen frei auf der Macula und zeigt bei stärkerer Vergrößerung

eine Struktur, welche ich für eine Konkreszenz kleiner Einzelteilchen halten möchte, eine Erscheinung, welche ja mit der Funktion des Gebildes als Otolith durchaus nicht im Widerspruch steht.

Der dem Utriculus, wie ich oben sagte, auf eine ziemliche Strecke eng anliegende Sacculus (*s*) ist sehr groß, von ovaler Gestalt, vorn und hinten abgestumpft. An seiner medialen Wand trägt er die fast über seine ganze Längsausdehnung sich erstreckende, ziemlich breite Mac. ac. sacc. mit ihrem gleichfalls ziemlich großen Otolithen (Sagitta). Am Ende des ersten Drittels etwa seiner ganzen Länge zieht von seinem oberen medialen Umfange der kurze Duct. end. (*de*) nach dem Sin. sup. hin. Wie immer ist er blind geschlossen. Über und etwas nach hinten-innen vom medialen Endumfang des Sacculus sitzt als »papstmützenförmige« (Retzius, 81) Ausstülpung die Lagena (*l*), die in sehr weiter Öffnung mit dem Sacculusraum in Verbindung steht. Ebenfalls medial liegt in ihr die länglich-ovale Pap. ac. lag. mit ihrem Otolithen (Asteriscus).

6. Familie: Macruridae.

a) Das Gehörorgan von *Macrurus* (*Mystaconurus*) *cavernosus* (Goode und Bean).

Das membranöse Gehörorgan von *Macrurus*, dessen Schnitte mir von Herrn Dr. A Pfüller, welcher das Nervensystem dieses Fisches untersuchte, überlassen wurden, ist seinem äußeren Aufbau nach wohl eines der am merkwürdigsten gestalteten, trotzdem es alle die üblichen Teile besitzt Es hat bei Retzius ein Homologon in den von diesem Forscher für *Gobius niger* L. (81, S 63f.; Taf. X, Fig. 1 und 2) beschriebenen Verhältnissen. Auffallend ist außer seiner ganz enormen Verkürzung in der Tiefenausdehnung, welche lediglich auf Kosten der ganz gewaltig entwickelten Augen zu setzen ist, die monströse Größe und Lage des Sacculus und die eigentümliche Einmündung des Can. m. ext. in den Fußpunkt der hinteren Ampulle.

Zum Organ gehören die folgenden Teile: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., die dazu gehörenden drei Bogengänge, Sacculus und Lagena.

Im Hinblick auf seine Lage bemerke ich, daß der Anfang des Organes bald nach dem Beginn der Lobi optici und dem Ende der Hypophyse, aber noch vor dem Austritt der Trigemino-Facialis-Stämme aus dem Cranium gelegen ist. Sein Ende liegt weit hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis und dem Foramen für die Vagusgruppe. Das Ende der Rautengrube liegt vergleichsweise unweit der hinteren Grenzlinie des Sin. sup.

Nur sechs Nervenendstellen lassen sich nachweisen: Mac. ac. rec. utr., Cr. ac. amp. ant., Cr. ac. amp. ext., Cr. ac. amp. post., Mac. ac. sacc. und Pap. ac. lag. Die Mac. negl. fehlt.

Der Utriculus (Taf. VI, Fig. 6, a u. b [*u*]), eine kurze schmale Röhre mit ziemlich schroffem knieförmigen Knick fast in ihrer Mitte, entsendet von dieser Stelle aus nach oben-innen den schmalen Sin. sup. (*ss*). An seinem oberen Ende nimmt dieser die beiden vertikalen halbzirkelförmigen Kanäle auf, die während ihres ganzes Verlaufes in einem spitzen Winkel zu einander orientiert stehen. Vom Knie aus senkt sich der Utriculus nach vorn zu stark nach unten; dabei verengt er sich zunächst ein wenig und erweitert sich danach rasch wieder zu dem blasenförmig verbreiterten Rec. utr. (*rec*), welcher fast unter die Amp. ant. zu liegen kommt. An seinem grubenförmig vertieften, seitlich stark schalenförmig auslaufenden Boden liegt die breite Mac. ac. rec. utr. mit einem ganz gewaltigen Otolithen (Lapillus). Wie dies immer der Fall ist, beschließen auch hier den Rec. utr. nach vorn-oben-außen und nach oben-außen die vordere und die äußere Ampulle (*aa*, *ae*). Aus der Amp. ant. entspringt der Can. m. ant. (*ca*), der erst ein Stück nach vorn-oben-außen verstreicht, dann nach hinten-oben-innen umbiegt und unter Beibehaltung dieser Richtung in den Sin. sup., bzw. dessen vorderes Ende einmündet. An dieser Stelle erweitert sich der Kanal ein wenig. Die Amp. ext., wie vorhin schon erwähnt, am oberen-äußeren Umfang des Rec. utr. dicht neben der Amp. ant. aufsitzend, entläßt den Can. m. ext. (*ce*). Infolge der Gesamtverkürzung, welche das Organ betroffen hat, ist auch der äußere Bogengang nur kurz. Er umläuft, fast horizontal verstreichend, in ringförmigem Bogen den Sacculus und mündet am Fuße der Amp. post. in den Utriculus ein. Damit kommt dasselbe Verhalten zum Ausdruck, welches Retzius für *Gobius* angegeben hat. Am ziemlich kurzen hinteren Abschnitt des Utriculus sitzt nach hinten-außen-oben gewendet die Amp. post (*ap*). Ihr Bogengang, der Can. m. post. (*cp*), geht zu Anfang nach hinten-außen-oben gewissermaßen als Fortsetzung der Ampulle, biegt dann, erst allmählich, weiterhin immer stärker, nach vorn-innen-oben um und mündet so mit mäßiger Erweiterung in das hintere Ende des Sin. sup. ein. Im ganzen ist die Länge aller drei Kanäle bei diesem Fisch ungefähr die gleiche. An der unteren Umgrenzung des Utriculus konnte ich weder eine Mac. negl. noch einen Can. utr.-sacc. finden. Offenbar stehen also Utriculus und Sacculus hier trotz der beiderseitigen innigen Nachbarschaft nicht in Zusammenhang miteinander.

Um Platz zu sparen, ist bei *Macrurus* der gewaltige Sacculus (*s*)

zwischen den Utriculus und den Can. m. ext. eingeschoben. In seinen fast abnorm zu nennenden Abmessungen erreicht er, mit seiner vorderen Umgrenzung unter dem Anfang des Rec. utr. beginnend, dann an der Amp. ext. vorbeiziehend, mit seiner höchsten Stelle fast die Höhe des Sin. sup. Von da aus senkt er sich wieder, die Amp. post. und die Einmündung des Can. m. ext. berührend, rasch in die Tiefe; dabei überragt er die Amp. post. nach hinten noch um ein kleines Stück und bildet hier unterhalb des Utriculus erst einen ganz gewaltigen Hohlraum. An der medialen Wand des Sacculus liegt die schmale, aber hohe Mac. ac. sacc., zu der ein enorm großer, etwa ein Drittel des Sacculushohlraumes ausfüllender Otolith, die Sagitta, gehört. Einen Duct. end. habe ich an diesem Organ nicht nachweisen können. Ungefähr in der Mitte der hinteren-medialen Sacculusumgrenzung wölbt sich nach hinten-innen aus ihm die ansehnliche Lagena (*l*). Von mützenförmigem Habitus, und nur durch einen engen Canalis sacculo-lagenaris mit dem Sacculus in Kommunikation stehend, trägt sie ebenfalls an ihrem medialen Umfange die große Pap. ac. lag. mit ihrem im Vergleich mit den andern Gehörsteinen entsprechend großen Otolithen, dem Asteriscus.

7. Familie: Gadidae.

a) Das Gehörorgan von *Bregmaceros macclelandi* Thompson.

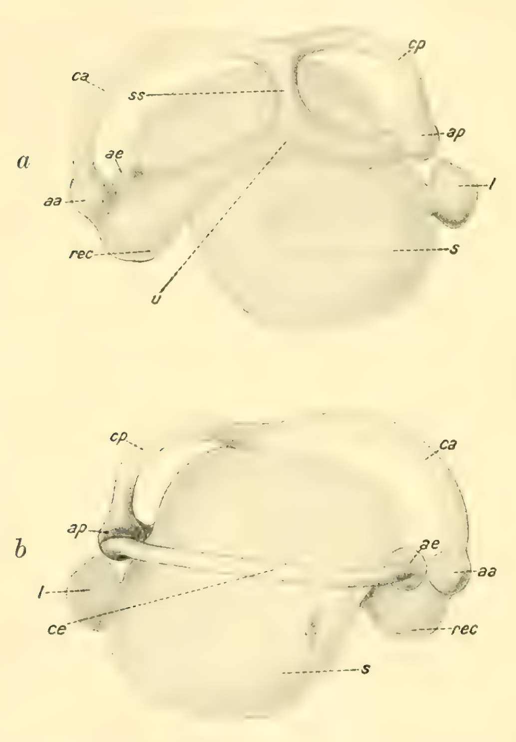
Obwohl Brauer (06, XV, I) diesen Fisch aus mir unbekannten Gründen (er wurde auch auf der deutschen Tiefsee-Expedition erbeutet) in seiner Systematik bei Aufzählung der Vertreter der Familie der Gadiden nicht berücksichtigt, schließe ich ihn hier an und fühle mich durch eine Fundangabe von L. Dollo (04) durchaus berechtigt dazu. In den »Résultats du voyage du S. Y. Belgica en 1897-1898-1899« macht er nämlich folgende Mitteilung von einem Fange von *Bregmaceros macclelandi* Thompson: »Océan indien. — Zone abyssale (Profondeur: 450 mètres; Golfe du Bengale)«. Damit ist sein Vorkommen in der Tiefsee bewiesen, des weiteren aber auch sein Erscheinen an dieser Stelle vollauf gerechtfertigt.

Das membranöse Gehörorgan von *Bregmaceros* zeigt große Ähnlichkeit mit dem von *Macrurus*, die sicher in der nahen Verwandtschaft der beiden Familien, der Gadiden und Macruriden, ihre Erklärung findet. Alle die typischen Eigentümlichkeiten, welche ich von *Macrurus* beschrieben habe, kehren hier wieder, und nur in bezug auf die Längserstreckung des Organes von der Amp. ant. zur Amp. post. läßt sich

eine Abweichung konstatieren, die in den bei *Bregmaceros* bedeutend längeren Bogengängen und übrigen Organteilen schon äußerlich zum Ausdruck kommt.

Die einzelnen Teile des Organes sind: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., die drei dazu gehörigen halbzirkelförmigen Kanäle, Sacculus und Lagena.

Das Organ beginnt mit dem Anfang der Hypophyse und dem Austritt der Trigemino-Facialis-Gruppe aus dem Cranium. Sein Ende fällt mit dem Austritt des Vagolateraliskomplexes aus der Schädelkapsel zusammen.



Textfig. 13*a* und *b*.
Bregmaceros macclelandi Thomps. 37,5 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Wie bei *Macrurus* gibt es auch hier im ganzen nur sechs Nervenendstellen: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc. und Pap. ac. lag. Eine Mac. negl. fehlt.

Der Utriculus (Textfig. 13, *a* u. *b* [*u*]), lang und auffallend schmal röhrenförmig gebaut, zeigt in seiner Mitte einen deutlichen knieförmigen Knick, von dem aus der kurze und wenig voluminöse Sin. sup. (*ss*) nach oben und gleichzeitig etwas nach innen verläuft. Dieser nimmt an seinem oberen Ende die beiden vertikalen Kanäle auf, die hier in einem reichlich stumpfen Winkel zueinander stehen. Der Utriculus senkt sich von seinem Knie aus stark nach unten und erweitert sich an seiner tiefsten Stelle, stark blasenförmig ausgebuchtet, zu dem Rec. utr. (*rec*). Dieser trägt an seinem vertieften unteren Umfange auf relativ kleiner Mac. ac. rec. utr. den enorm ausgebildeten Otolithen (Lapillus). Nach vorn und etwas nach außen gehen vom Rec. utr. bzw. seinem oberen Umfange aus, dicht neben einander gelegen, die beiden

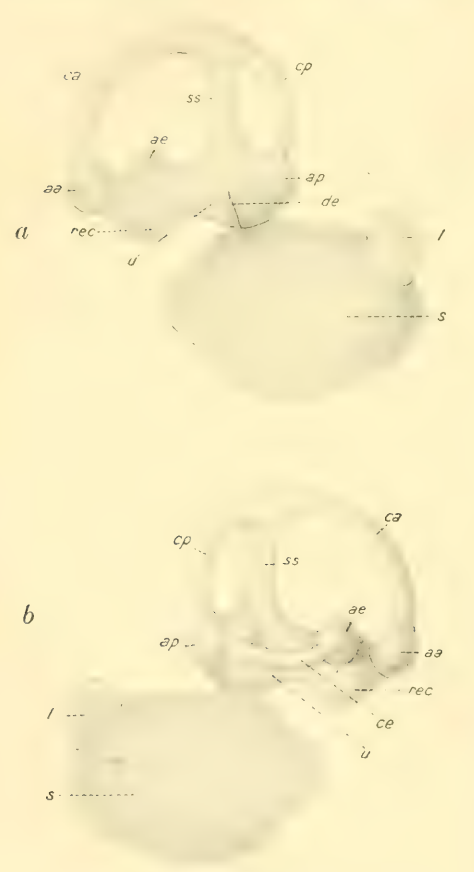
Ampullen, Amp. ant. und Amp. ext., ab. Davon setzt sich die Amp. ant. (*aa*) in den Can. m. ant. (*ca*) fort, welcher erst wie seine Ampulle nach vorn-oben und etwas nach außen seinen Kurs nimmt. Allmählich aber dreht dieser Bogengang nach hinten-oben-innen und mündet, nach längerem Verlauf in dieser Richtung und nur ganz zuletzt noch etwas nach hinten-unten-innen sich senkend, gering erweitert in den Sin. sup. ein. Die Amp. ext. (*ae*), deren Nachbarschaft mit der vorderen Ampulle am oberen-äußeren Umfange des Rec. utr. ich schon erwähnte, gibt dem außerordentlich langen Can. ext. (*ce*) seinen Ursprung. Ringförmig gebogen, an der äußeren Wandung des zwischen ihm und dem Utriculus gelegenen Sacculus hinziehend, verstreicht dieser Bogengang annähernd horizontal mit kontinuierlicher leichter Steigung zumeist nach hinten-außen-oben; zuletzt mündet er, stark nach hinten-innen-oben gekrümmt, ohne die allgemein übliche Erweiterung, direkt unter der hinteren Ampulle in den Utriculus ein, und zwar derart, daß man fast von einer Einmündung in die Ampulle selbst sprechen möchte. Auch hierin tritt die Übereinstimmung mit *Macrurus* und weiter mit *Gobius niger* deutlich zutage. Von dem langausgezogenen hinteren Abschnitt des Utriculus geht nach hinten-außen-oben die Amp. post. (*ap*) aus, welche ihrerseits den Can. m. post. (*cp*) entsendet. Der wendet sich zunächst ebenfalls nach hinten-außen-oben, biegt aber sehr rasch nach innen-oben-vorn um, und vereinigt sich, kürzer in seinem Verlauf wie der Can. m. ant., mäßig erweitert mit dem Sin. sup. Am Utriculusboden fand ich weder eine Mac. negl., noch konnte ich eine Andeutung eines Can. utr.-sacc., eine Kommunikationsöffnung, irgendwo entdecken.

Was den Sacculus (*s*) anlangt, so haben wir es hier hinsichtlich seiner Größe und Lage mit einem ganz abnormen Gebilde zu tun. Zwischen dem Can. m. ext. und dem Utriculus gelegen, erreicht der Sacculus mit seiner oberen Umgrenzung fast die Höhe des Sin. sup. und überragt den tiefsten Punkt des Rec. utr. noch um ein Bedeutendes nach unten. Im allgemeinen von seitlich abgeplatteter, rundlicher Form, trägt der Sacculus an seiner medialen Wand die gewaltige Mac. ac. sacc. mit sehr flachem, aber sehr hohem und langem Otolithen (Sagitta). Einen Duct. end. habe ich indessen auch hier an dem monströsen Gebilde nicht finden können. In der Nähe seiner hinteren-unteren Grenze mündet in den Sacculus mit ziemlich enger Öffnung, einem Canalis sacculo-lagenaris, die Lagena (*l*). Birnenförmig gestaltet und den Sacculus nach hinten überragend, zeigt auch sie an ihrer medialen Wand die ziemlich breite Pap. ac. lag. mit gut ausgebildetem Otolithen (Asteriscus).

8. Familie: Berycidae.

a) Das Gehörorgan von *Melamphaes megalops* Lütken.

Das membranöse Gehörorgan von *Melamphaes*, einem Vertreter der Beryciden, ist äußerlich durch den gewaltigen Sacculus und dessen besondere Lage zum Utriculuskomplex gekennzeichnet.



Textfig. 14 *a* und *b*.
Melamphaes megalops Lütken. 25,5 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Aufgebaut wird es vom: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., den drei entsprechenden Bogengängen, Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Bald hinter dem Chiasma nerv. opt. und dem Beginn der Lobi optici liegt sein Anfang, sein Ende aber noch hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis und der Austrittsöffnung für den Vago-lateraliskomplex aus der Schädelkapsel.

Die Zahl der Nervenendstellen im Organinnern beträgt sieben: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

Der sehr kurze aber doch sehr geräumige Utriculus liegt horizontal (Textfig. 14, *a* u. *b*[*u*]) und schickt in seinem letzten Drittel nach oben den ziemlich hohen, aber schmalen Sin. sup. (*ss*). An seinem oberen Ende münden in ihn von vorn-unten und von hinten-unten die beiden nahezu rechtwinklig angeordneten Vertikalkanäle. Nach einer kurzen Einschnürung erweitert sich der Utriculus nach vorn zu dem sehr gut entwickelten Rec. utr. (*rec*), welcher an seinem enorm schalenförmig verbreiterten Boden die breite Mac. ac. rec. utr. mit einem gewaltigen Lapillus als Otolithen beherbergt. Weiter nach vorn-außen-

oben beschließt die Amp. ant. (*aa*) den Rec. utr. Ihr erst im gleichen Sinne verlaufender Can. m. ant. (*ca*) biegt sehr bald nach hinten-innen-oben um und vereinigt sich, in weiterer Krümmung nach innen, mit dem Sin. sup. Aus dem oberen-äußeren Umfange des Rec. utr. wölbt sich die Amp. ext. (*ae*) hervor. Aus ihr entspringt der nur sehr kurze ringförmige Can. m. ext. (*ce*), welcher, im ganzen fast genau horizontal verlaufend, dicht neben der hinteren Ampulle und am Fuße des Sin. sup. in den Utriculus einläuft. Den Abschluß des kurzen hinteren Utriculusdrittels bildet nach hinten-außen-oben die wie die andern Ampullen nicht sehr große Amp. post. (*ap*). Aus ihr verstreicht anfangs nach hinten-außen-oben der Can. m. post. (*cp*). Dieser biegt sehr rasch und in starker Krümmung nach vorn-oben-innen und verläuft so in das obere-hintere Ende des Sin. sup., dabei wie der Can. m. ant. sich etwas erweiternd. Am unteren Utriculusumfang, in der Mulde unterhalb der Einmündung des Can. m. ext. in diesen, liegt die Mac. negl. Auf ihr läßt sich, wie dies schon für *Myctophum* angegeben wurde, eine »otolithenartige« Konkreszenz nachweisen. Einen Can. utr.-sacc. dagegen fand ich nicht auf der nur kurzen Strecke, wo der Utriculus dicht über dem Sacculus hinzieht.

Der Sacculus (*s*) ist ein ganz gewaltiges Gebilde, das unter dem Rec. utr. beginnend weit nach hinten über die Amp. post. hinaus sich erstreckt. Von riesigen Dimensionen und der, wie gewöhnlich, kartoffelartigen Gestalt, vorn spitz, hinten mehr stumpf umgrenzt, trägt er an seiner medialen Wand die lange und sehr breite Mac. ac. sacc. mit flachem, aber langem Otolithen (Sagitta). Am Ende seines vorderen Drittels entspringt aus ihm, bzw. seinem oberen-medialen Umfange, der kurze blindgeschlossene Duct. end. (*de*), welcher, vor der Mac. negl. gelegen, nach dem Sin. sup. entlang der medialen Utriculuswand hinzieht. Nach hinten-innen sitzt auf der medialen Wandfläche des Sacculus die gut ausgebildete große Lagena (*l*). Auch sie zeigt auf ihrer medialen Wandung die wohlentwickelte Pap. ac. lag., die ihrerseits wieder dem Otolithen (Asteriscus), welcher hier gut als relativ großes Gebilde zu erkennen ist, als Unterlage dient.

9. Familie: Giganturidae.

a) Das Gehörorgan von *Gigantura Chuni* A. Br.

Das membranöse Gehörorgan dieses Vertreters der Giganturiden, einer erstmalig durch die Valdivia-Expedition erbeuteten Gattung, zeichnet sich durch den mächtig entwickelten Utriculus mit den gewaltigen Ampullen und weiten Bogengängen aus, im Vergleich zu welchen der kleine Sacculus und seine Lagena ganz zurücktreten.

Man kann an ihm die folgenden Teile wahrnehmen: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. und Can. m. ant., Amp. und Can. m. ext., Amp. und Can. m. post., Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Das Organ beginnt fast gleichzeitig mit den Lobi optici beim Ursprung des Torus longitudinalis und endet erst kurz hinter dem Abschluß der Rautengrube mit dem Austritt der Vagusgruppe aus dem Schädelinnern.

Sieben Nervenendstellen konnte ich feststellen: Mac. ac. rec. utr., Cr. ac. amp. ant., Cr. ac. amp. ext., Cr. ac. amp. post., Mac. ac. sacc., Pap. ac. lag. und Mac. negl.

Der Utriculus (Taf. V, Fig. 5, *a* und *b* [*u*]) ist eine lange, im ganzen horizontal liegende, sehr geräumige Röhre, welche nach oben-innen hin den Sin. sup. (*ss*) mit breiter Ansatzfläche aussendet. An seinem oberen Ende nimmt dieser die beiden vertikalen Bogengänge von vorn-unten-außen, bzw. hinten-unten-außen auf. Vorn geht der Utriculus in den etwas erweiterten Rec. utr. (*rec*) über, der am Boden eine ziemlich lange und breite Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus) erkennen läßt. Nach vorn setzt sich nun der Recessus mit ringförmiger Einschnürung in die große Amp. ant. (*aa*) fort, welche nach vorn-außen gerichtet ist. Sie geht in den Can. m. ant. (*ca*) über, welcher zuerst nach außen-vorn und oben steigt, dann nach hinten-innen-oben umbiegt und in weiter Strecke bis zum oberen Ende des Sin. sup. verläuft. Die neben der vorderen Ampulle gelegene Amp. ext. (*ae*), am oberen-äußeren Umfange des Rec. utr. entspringend, wendet sich nach vorn-außen und setzt sich in den langen, von der Horizontalebene sich erhebenden Can. m. ext. (*ce*) fort, welcher sich bald nach oben-außen-hinten, dann nach innen und endlich nach innen-vorn dreht, um erweitert in das untere Ende des Sin. sup. einzumünden. Die Amp. post. (*ap*), vom hinteren, nur kurzen Endabschnitt des Utriculus ausgehend, steht an Größe den beiden andern Ampullen nur wenig nach. Sie ist nach hinten-außen-oben gerichtet und entläßt den sehr kurzen Can. m. post. (*cp*), der anfangs im Sinne der Ampulle verläuft. Bald aber krümmt er sich stark nach innen-oben-vorn und geht, ein wenig nach unten gebogen und wie der vordere Bogengang mäßig erweitert, in das obere Ende des Sin. sup. über. Am unteren Umfange des Utriculus konnte ich keinen Can. utr. - sacc. wahrnehmen; dagegen fand ich eine wohlausgebildete Mac. negl. in einer kleinen Vertiefung unterhalb des Sin. sup. und der Einmündungsstelle des Can. ext. in diesen. Die Außenansicht (Taf. V, Fig. 5 *b*) vom Gehörorgan zeigt deutlich diese Stelle.

Dicht unter dem Utriculus, und zum Teil eng an ihn geschmiegt, liegt der ovale, vorn zugespitzte, hinten abgestumpfte, fast winzige Sacculus (*s*). Nach oben setzt er sich, kurz vor der Einmündung des Can. m. ext., in den der medialen Utriculuswandung eng anliegenden Duct. end. (*de*) fort, welcher wie immer oben blind endet. An der medialen Wand des Sacculus findet sich die schmale Mac. ac. sacc., auf welcher die große Sagitta, ihr Otolith, gelegen ist. Etwas nach oben und innen von seinem hinteren Ende stülpt sich der Sacculus zu einer kleinen mützenförmigen Lagena (*l*) aus, welche ebenfalls an ihrer medialen Seite eine kleine Pap. ac. lag. trägt, auf der der entsprechend kleine Otolith (Asteriscus) ruht.

10. Familie: Ceratiidae.

a) Das Gehörorgan von *Dolopichthys*.

Das membranöse Gehörorgan dieses Fisches, den Garman als »a degenerate Ceratiid« abbildet und den Gill (09) wegen seiner mannigfachen Abweichungen von den Ceratiiden als Vertreter der Dolopichthyinae den Ceratiinae (Ceratiiden im engeren Sinne) gegenüberstellt, ist eigentlich nur durch den mächtig entwickelten Can. m. post. von den andern verschieden.

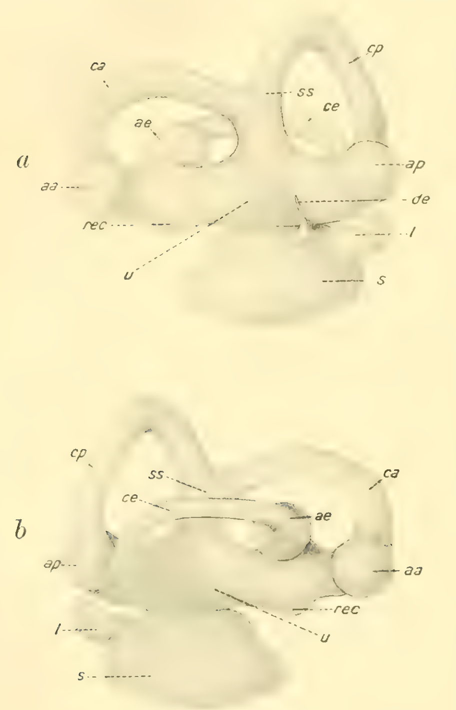
Es setzt sich ebenfalls aus den folgenden Teilen zusammen: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., dazu die drei von ihnen ausgehenden halbzirkelförmigen Kanäle, Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Der Anfang des Organes liegt schon ein ganzes Stück vor dem Gehirn, welches erst kurz vor der Mac. ac. rec. utr. beginnt; das Ende liegt etwas hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis, aber noch vor Austritt der Vagusgruppe aus der Schädelhöhle.

Nur sechs Nervenendstellen konnte ich hier auffinden: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc. und Pap. ac. lag. Eine Mac. negl. ist nicht vorhanden.

Der horizontal gelegene Utriculus (Textfig. 15*a* und *b* [*u*]), ziemlich lang und schmal, sendet nach oben und etwas nach innen den kurzen, wenig geräumigen Sin. sup. (*ss*), welcher von oben-vorn und oben-hinten die beiden vertikalen Bogengänge empfängt. Nach vorn geht der Utriculus in den etwas erweiterten Rec. utr. (*rec*) über, welcher, durch eine kleine muldenförmige Aussackung schon äußerlich erkennbar, an seinem Boden die kleine Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen (Lapillus) beherbergt. Vom Rec. utr. nach vorn-außen-oben geht in ringförmiger Abschnürung die Amp. ant. (*aa*) aus, welche im Can. m.

ant. (*ca*) ihre Fortsetzung findet. Dieser Gang verläuft zuerst in der Richtung der Ampulle, wendet sich aber sehr bald scharf nach innen und mündet, weiterhin nach innen-hinten-oben sich krümmend, dann unter kurzer Biegung nach innen-hinten-unten in den Sin. sup. ohne Erweiterung ein. Am oberen-äußeren Umfang des Rec. utr. sitzt nach hinten-außen die Amp. ext. (*ae*). Sie entsendet den Can. m. ext. (*ce*). Der ziemlich kurze, schmale, ringförmig gebogene Kanal geht anfangs nach hinten-oben-außen und fällt dann allmählich nach hinten-unten-innen, um etwas erweitert dicht neben der Amp. post. sich in den Utriculus zu öffnen. Nach hinten-außen-oben bildet die Amp. post. (*ap*) den Abschluß des Utricularraumes. Sie geht in den Can. m. post. (*cp*) über. Dieser Bogengang biegt sehr bald nach innen-vorn-oben um und verläuft in dieser Richtung bis zu seinem höchsten Punkte. Hier dreht er ziemlich plötzlich nach innen-unten-vorn und vereinigt sich von oben her ohne alle Erweiterung mit dem Sin. sup. Die beiden vertikalen Kanäle stehen damit ungefähr in einem Winkel von 90°. Eine Mac. negl. habe ich am unteren Utriculusumfange nicht auffinden können; desgleichen nicht die mindeste Spur einer Kommunikationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus, die auf eine ziemlich lange Strecke in engster Berührung stehen.



Textfig. 15*a* und *b*.
Dolopichthys. 25,5 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Auch hier tritt der Sacculus mit Lagena gegenüber dem Utricularkomplex etwas in den Hintergrund. Der Sacculus (*s*) ist von mittlerer Größe und gleicht, vorn zugespitzt, hinten stumpf abgerundet, etwa einer Kartoffel. Er trägt an seiner medialen Wandung die nicht eben lange und breite Mac. ac. sacc. mit ihrem viel breiteren Otolithen (Sagitta). Zu Beginn des hinteren Drittels des Sacculus, etwa in gleicher Höhe mit dem hinteren Ende des Sin. sup. zieht der kurze Duct. end.

(*de*) vom oberen medialen Sacculusumfange aus nach oben und endet blind geschlossen ungefähr in halber Höhe der Utriculuswand. Hinten-innen sitzt als ziemlich große Ausstülpung des Sacculus die über ihn hinausragende Lagena (*l*). Sie trägt ebenfalls an ihrer medialen Wand die Pap. ac. lag., auf der der zugehörige Otolith, der Asteriscus, gelegen ist.

11. Familie: Aceratiidae.

a) Das Gehörorgan von *Aceratias macrorhinus* A. Br.

Brauer (06, XV, I, S. 323—325) trennt die Aceratiiden, zu denen dieser Fisch als eine von den drei bisher bekannten Species gehört, von den Ceratiiden ab. Dagegen haben Boulenger (04) und auch Goodrich (09) die Aceratiiden und Ceratiiden unter die Ceratiiden zusammengefaßt.

Das membranöse Gehörorgan dieses Fisches ist vor allen andern bisher beschriebenen Organen schon äußerlich auffallend durch die ganz enormen Abmessungen der Ampullen und Bogengänge, die, mit dem Utriculus zu einem Gesamtkomplex zusammengenommen, den Sacculus und die Lagena weit übertreffen. Eigentümlich ist ferner auch der Verlauf der beiden vertikalen Bogengänge.

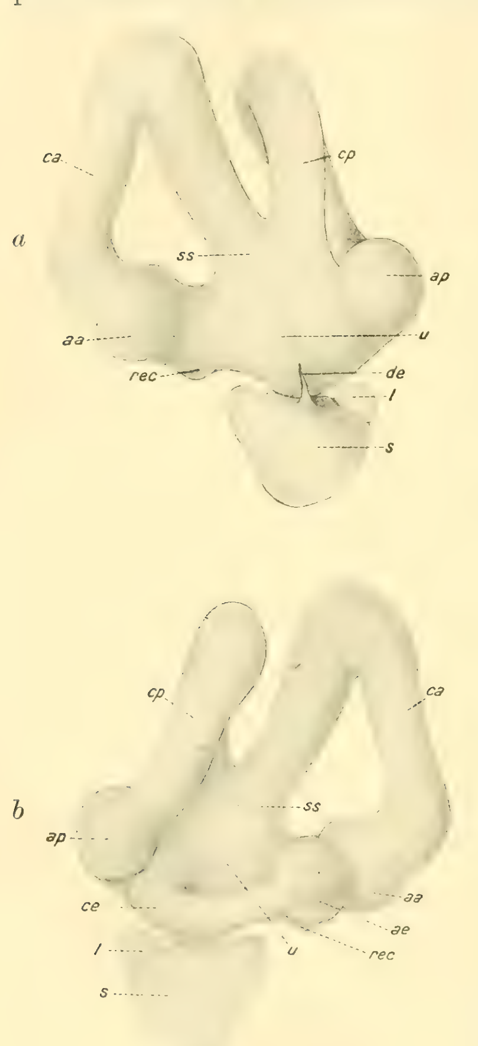
Man unterscheidet an diesem Gehörorgan folgende Teile: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., die drei dazu gehörenden Bogengänge, Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Das Organ beginnt an der Stelle, wo die Lobi olfactorii zum Ventriculus communis auseinandertreten. Sein Ende liegt etwas hinter dem Abschluß der Fossa rhomboidalis, kurz vor Austritt der Vagusgruppe aus der Schädelkapsel.

Wie bei *Dolopichthys* liegen nur sechs Nervenendstellen im Organ: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc. und Pap. ac. lag. Eine Mac. negl. fehlt.

Der Utriculus (Textfig. 16, *a* u. *b* [*u*]) ist eine ziemlich kurze, dabei aber sehr geräumige hohe Röhre von horizontaler Lage. Nach oben und etwas nach innen sendet er den breiten aber nur kurzen Sin. sup. (*ss*) aus, der beiderseits die von oben einmündenden vertikalen Bogengänge empfängt. Vorn geht der Utriculus, sich erweiternd und am unteren Umfange eine kleine muldenförmige Vertiefung heraustreten lassend, in den nur kurzen Rec. utr. (*rec*) über, an dessen Boden die kleine Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen, dem Lapillus, gelegen ist. Die nach vorn-außen und etwas nach oben ausgehende gewaltige Amp. ant. (*aa*) schließt den Rec. utr. nach vorn ab und gibt dem Can.

m. ant. (*ca*) seinen Ursprung. Dieser Bogengang geht wie seine Ampulle zunächst eine kurze Strecke nach vorn-außen-oben, läuft dann ein größeres Stück nach oben-innen-hinten und dreht dann ziemlich scharf nach hinten-innen-unten, um in dieser Richtung ohne jede Erweiterung von oben her in den Sin. sup. zu münden. Die nach außen-oben vom Rec. utr. ausgehende Amp. ext. (*ae*), von etwas kleinerer Gestalt als die beiden andern Ampullen, geht in den ziemlich kurzen und relativ schmalen, ringförmig gebogenen Can. m. ext. (*ce*) über. Von der Ampulle aus senkt sich dieser Kanal nach hinten etwas, steigt aber dann wieder an und vereinigt sich dicht neben der hinteren Ampulle und am Fuße des Sin. sup. mit dem Utriculus. Am hinteren sehr kurzen Ende des Utriculus sitzt die Amp. post. (*ap*), an Größe der vorderen Ampulle gleich. Aus ihr geht der Can. m. post. (*cp*) hervor. Anfangs wie die Ampulle nach außen-oben und etwas nach vorn gerichtet, biegt der Bogengang bald nach oben-vorn-innen um und mündet in starkem Knick nach unten-innen-vorn ebenfalls ohne Erweiterung von oben in den Sin. sup. ein. An der Stelle, wo Utriculus und Sacculus auf eine kurze Strecke eng aneinanderliegen, konnte ich keinen Can. utr.-sacc., keine Kommunikationsöffnung zwischen den beiden Gebilden, wahrnehmen; ebenso fand ich am unteren Umfange des Utriculus keine Mac. negl.



Textfig. 16*a* und *b*.
Aceratias macrorhinus A. Br. 25,5 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Der Sacculus (*s*) ist sehr wenig voluminös; er läuft vorn spitz, hinten stumpf zu und zeigt an der medialen Wand die verhältnismäßig breite Mac. ac. sacc. mit ihrem Otolithen (Sagitta). Von seiner Mitte und seinem oberen-medialen Umfange entsendet er den kurzen, blind endenden Duct. end. (*de*), der nach der Mitte des Sin. sup., entlang der medialen Utriculuswandung, hin verstreicht. Am hinteren stumpfen Endabschnitt des Sacculus sitzt eine kleine Ausstülpung desselben, die Lagena (*l*). Sie steht mit dem Sacculus in offener Verbindung und läßt auf ihrer ebenfalls medial gelegenen Pap. ac. lag. den kleinen Asteriscus, ihren Otolithen, erkennen.

12. Familie: Malthidae.

a) Das Gehörorgan von *Halicmetus ruber* Alcock.

Das membranöse Gehörorgan dieses Vertreters der Tiefseefamilie der Malthiden ist gut charakterisiert durch die enorm geräumige Ausbildung des Sacculus und der Lagena, die vom Utriculuskomplex nicht annähernd erreicht wird. Im übrigen handelt es sich hier um ein ganz gewaltiges Organ, wie sich ohne weiteres aus der kleinen Vergrößerung ergibt, die ich infolge der Menge der Schnitte (344 zu 15 μ) und des beschränkten Raumes meines Ölglases, das im Höchstfalle 70 Mattscheiben aufnehmen konnte, vorzunehmen gezwungen war.

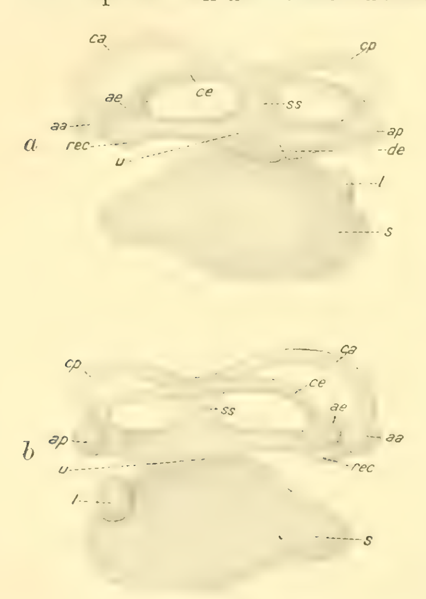
Immerhin erkennt man auch hier leicht folgende Teile: Utriculus mit Sin. sup., Rec. utr., Amp. ant., Amp. ext., Amp. post., die entsprechenden drei Bogengänge, Sacculus mit Duct. end. und Lagena.

Das Organ beginnt kurz vor dem Austritt der Nerven des gewaltigen intracraniellen Ganglienkomplexes des Trigemino-Facialis aus der Schädelkapsel. Dieser Komplex liegt aber noch ein großes Stück vor dem Anfang der Lobi optici. Von da aus erstreckt es sich weit hinter das Foramen für den Austritt der Vagusgruppe und den Abschluß der Fossa rhomboidalis, der vergleichsweise ungefähr in gleicher Höhe mit dem Sin. sup. und zwar kurz vor dessen hinterem Ende gelegen ist.

Auch hier treten uns wieder nur sechs Nervenendstellen entgegen: Mac. ac. rec. utr., drei Cristae ac. ampullarum, Mac. ac. sacc. und Pap. ac. lag. Eine Mac. negl. ist nicht vorhanden.

Der Utriculus (Textfig. 17 *a* u. *b* [*u*]) bildet eine horizontal liegende lange und schmale Röhre, von der der breite, aber nicht eben hohe Sin. sup. (*ss*) nach innen-oben aufsteigt. An seiner höchsten Stelle nimmt dieser von oben-vorn-außen und von oben-hinten-außen den vorderen bzw. hinteren Bogengang auf. Nach vorn verschmälert sich der Utriculus zusehends und gewinnt erst kurz vor der vorderen Am-

pulle dort wieder an räumlicher Ausdehnung, wo er unter blasenförmiger Erweiterung den Rec. utr. (*rec*) bildet. An dem breiten Boden dieser Aussackung liegt die Mac. ac. rec. utr. mit ihrem Otolithen, dem Lapillus. Der Rec. utr. geht nach vorn-oben-außen in die verhältnismäßig kleine Amp. ant. (*aa*) über. Aus ihr entspringt der schmale aber lange Can. m. ant. (*ca*). Zuerst die Fortsetzung seiner Ampulle bildend, dreht der Kanal rasch nach hinten-oben-innen, biegt dann nach hinten-unten-innen um und mündet mit nur mäßiger Erweiterung von oben in den Sin. sup. ein. An der oberen äußeren Wandung des Rec. utr., dicht neben der Amp. ant., sitzt die mit dieser gleich große Amp. ext. (*ae*). Sofort nach hinten-außen-oben gedreht, entläßt sie den langen, aber ebenfalls sehr schmalen, fast ringförmig gebogenen Can. m. ext. (*ce*). Dieser steigt zunächst nach hinten-oben-außen an, krümmt sich dann nach hinten-unten und zugleich etwas nach innen und verfolgt diese Richtung eine Strecke, bis er zuletzt, scharf nach vorn-unten-innen gedreht, in geringer Erweiterung dicht neben der Amp. post. seinen Lauf beendet und mit dem Utriculus sich vereinigt. Die Amp. post. (*ap*) beschließt den etwas kürzeren hinteren Utriculusteil nach hinten-oben-außen gerichtet. Ihr Can. m. post. (*cp*) geht auch erst ein Stück nach hinten-außen-oben, biegt aber sehr bald nach vorn-oben-innen um und mündet, weiterhin sich etwas nach vorn-unten-innen senkend, von oben in den Sin. sup. ein. Damit bilden die beiden Vertikalgänge einen nicht sehr stumpfen Winkel. Eine Mac. negl. am Boden des Utriculus aufzufinden, ist mir trotz peinlichsten Absuchens nicht gelungen. Ebenso muß ich die Frage nach der Existenz eines Can. utr.-sacc. verneinen, obwohl Utriculus und Sacculus eine lange Strecke eng aneinander liegend verlaufen.



Textfig. 17 *a* und *b*.
Halicmetus ruber Alcock. 8,4 : 1. *a* Innenansicht, *b* Außenansicht.

Was den Sacculus anlangt, so bildet er (*s*) einen monströsen, ich möchte wieder sagen, kartoffelförmigen Körper. Fast wie bei *Chlorophthalmus* unter die ganze Längsausdehnung des Gehörorganes sich er-

streckend, vorn spitz, hinten stumpf zulaufend, trägt er die im Vergleich zu seinen gewaltigen Volumenabmessungen überraschend schmale, doch lange Mac. ac. sacc. an seiner medialen Wandung. Ihr liegt der ebenfalls lange, aber bedeutend breitere Otolith, die Sagitta, auf. Etwa in gleicher Höhe mit der hinteren Umgrenzungslinie des Sin. sup. utr. verläßt der kurze Duct. end. (*de*) den medialen-oberen Sacculusumfang. In seiner Höhenausdehnung erreicht er ungefähr die Hälfte des Utriculus und endet dort wie immer blind geschlossen. An der dem medialen Umfange des Sacculus gegenüberliegenden Wand, und zwar an ihrem hinteren Ende, sitzt als ziemlich große Ausstülpung die mützenförmige Lagena (*l*); sie steht mit dem Sacculus durch einen sogenannten Can. sacculo-lagenaris in Verbindung. Wie das meist der Fall, trägt auch sie an ihrer medialen Wandfläche die ziemlich breite Pap. ac. lag., die dem entsprechend großen Otolithen, dem Asteriscus, als Unterlage dient.

III. Vergleichend-anatomische Betrachtung der einzelnen Untersuchungsergebnisse.

1. Allgemeiner Habitus.

Bei einer Betrachtung aller der untersuchten Tiere und nach einer Durchsicht der über die einzelnen Organe beigegebenen Abbildungen wird man sich des Eindrucks nicht erwehren können, daß bei aller Wahrung des allgemeinen Teleostierbautypus doch eine große Mannigfaltigkeit in der individuellen Bauweise des Gehörorganes zum Ausdruck kommt. Diese von Retzius schon für seine Untersuchungen festgestellte Tatsache trifft also im vollsten Maße auch für die Tiefseefische zu, wenn ich — um nur etwas herauszugreifen — einmal an die relativen Abmessungen erinnern darf, wie sie Sacculus und Utriculus der einzelnen Vertreter zukommen, oder wenn ich darauf hinweise, welcher Fülle von Variationen die gegenseitigen Lagebeziehungen gerade dieser Teile unterworfen sind.

Durchmustern wir beispielsweise einmal die wechselnde Größe des Sacculus! Bei *Gonostoma* und *Macrurus*, bei *Bregmaceros*, *Melamphaes* und *Halicmetus* von nahezu abenteuerlichen Dimensionen, sinken diese bei *Aceratias*, *Gigantura*, *Cyclothone* und *Chauliodus* auf ein Minimum herab und sichern dem hier gewaltig entwickelten Utriculuskomplex seine überlegene Stellung. Was dann die Ausbildung der Lagena anbetrifft, so ist sie bei den meisten Tieren normal entwickelt; bei *Malacosteus* tritt sie weit hinter das übliche Maß in ihrem Größenverhältnis zum Sacculus und bei *Cyclothone*, *Sternoptyx*, bei *Chauliodus* und

Stylophthalmus wird sie ganz vermißt. Wenn man weiter die verschiedene Länge und Gestalt der Bogengänge, so bei *Aceratias, Halicmetus* und *Sternoptyx* auf der einen und bei *Gigantura* und *Stylophthalmus* auf der andern Seite, und zuletzt die verschiedene Lage des Sacculus, z. B. seine bedeutende Höhe und sein Hinaufragen bei *Macrurus* und *Bregmaceros*, oder etwa seine merkwürdige Stellung bei *Malacosteus, Myctophum, Cyclothone* und *Gonostoma* oder gar bei *Chauliodus* in Betracht zieht, so wird man leicht zugeben, daß wir hier einer ganz gewaltigen Fülle von stets wechselnden Erscheinungen am Bautypus eines einzigen Organes gegenüberstehen. Nicht unerwähnt lassen möchte ich dabei auch die sonderbare Form, welche uns in *Stylophthalmus* entgegentritt und die ungefähr dem von Retzius für die Lophobranchier beschriebenen Verhalten, wie ich schon früher erwähnte, an die Seite zu stellen ist. Hier existiert gar keine Abtrennung von Utriculus und Sacculus, von Pars superior und Pars inferior, sondern beide kommunizieren ganz offen und von den Bogengängen sind nur noch geringe Teilstücke übriggeblieben. Und wenn Retzius (81, S. 215) sagt, daß sich im ganzen wohl behaupten läßt, »daß in keiner Abteilung der Wirbeltiere, wenigstens in keiner Unterklasse, eine so große Mannigfaltigkeit und Wechselung der Gestalt, ein solches Streben der Natur, verschiedene Formen zu bilden, vorkommt, wie gerade bei den Teleostiern, obwohl in den schärfer abgegrenzten Familien, wie z. B. Pleuronectoidei, Siluroidei, eine bestimmtere Fixierung des Typus auch bei dem Gehörorgan eingetreten ist«, so wird man dem ersten nur beipflichten können. Jedoch der zweite Punkt, welcher auf die »schärfer abgegrenzten Familien« anspielt, kann für die Tiefseeteleostier sicherlich nicht verallgemeinert werden, denn gerade die Familie der Stomiatiden, Sternoptychiden und Scopeliden, von deren jeder ich mehrere Vertreter zu untersuchen Gelegenheit hatte, zeigen, wie auch hier der Individualismus im Einzelbautyp, ich möchte fast sagen, hartnäckig gewahrt bleibt.

2. Lagena.

Wohl das beste Beispiel für die eben geäußerte Ansicht bietet das Auftreten bzw. Fehlen einer Lagena in der Familie der Stomiatiden und Sternoptychiden. Nur innerhalb dieser habe ich ein Fehlen, allein auch da nur bei einigen Vertretern, konstatieren können. Und damit dürfte vielleicht, wenn auch nur rein äußerlich, eine Zusammenfassung dieser beiden bei Brauer (06, XV, I) getrennten Familien (die dann als Unterfamilien der Stomiatiden angeführt werden) gerechtfertigt erscheinen, wie sie Boulenger (04) und neuerdings Goodrich (09) in ihren

systematischen Werken vorgenommen haben. Bisher war ja ein Fehlen der Lagena nur bei *Chimaera monstrosa* L., einem Vertreter der Holocephalen, wenn ich zunächst einmal von Gierses Arbeit absehe, von Retzius (81, S. 101—104. Taf. XVII) beschrieben worden. Hier ist äußerlich keine Spur einer vom Sacculus abgetrennten Lagena zu beobachten und »ihre« Pap. ac. wird vom Ramulus sacculi mit versorgt. Retzius spricht selbst bei der Aufzählung der Nervenendigungen von der »Mac. ac. sacc. et Pap. ac. lag.« und sagt weiter, daß der vordere größere Abschnitt der biskuitförmigen Mac. ac. an der hinteren Wand des Sacculus als die Mac. ac. sacc., deren hintere kleinere Partie dagegen als die nicht davon differenzierte Pap. ac. lag. aufzufassen sei. »Eine besondere Nervenendstelle letzterer Art ist nämlich nicht vorhanden.« Leider sagt Retzius nichts Genaueres über die Otolithenverhältnisse; nur soviel erwähnt er, daß sie aus einer Masse rundlicher Kugeln verschiedener Größe bestehen, von denen er einige auch auf Taf. XVII, Fig. 12 aus dem Sacculus abbildet. Es wäre sehr interssant, zu erfahren, ob der Mac. ac. sacc. et Pap. ac. lag. **ein** gemeinsamer Otolith zukommt (denn letzten Endes bildet auch eine Konkreszenz der rundlichen Kugeln verschiedener Größe ein Einheitsgebilde), oder ob etwa zwei Otolithen, in diesem Falle also zwei getrennte Konkreszenzprodukte, für die Mac. ac. sacc. und die Pap. ac. lag. vorhanden sind. Wäre nämlich nur ein Otolith vorhanden, welcher der vereinigten und vom gleichen Nerven versorgten Endstelle (Mac. ac. sacc. et Pap. ac. lag.) zukäme, dann möchte ich behaupten, daß wohl von einer eigentümlichen, besonderen Funktion der Pap. ac. lag. nicht mehr die Rede sein dürfte, mit andern Worten, daß diese, funktionslos geworden, nun überhaupt nicht mehr zur Ausbildung gelangte und damit fehlt. Dafür spricht ja auch schon die vorher erwähnte Tatsache, daß jede äußere Abtrennung eines Gebildes, welches einer Lagena gleicht, unterblieben ist, und daß vor allem kein besondrer Nerv zu ihrer Innervierung ausgebildet ist. Auf dies Verhalten nimmt auch Harrison (03) Bezug, der gelegentlich seiner Untersuchungen über die Homologie der Lagena durch die Wirbeltierreihe von dieser folgendes sagt: »it is first found in close association with the sacculus — the sensory areas of the two being continuous in certain fishes and the lagena itself being represented by a portion of the saccular wall. In other fishes (e. g. most »Teleosts«) the lagena is a distinct saclike evagination of the sacculus, and possesses its own macula acustica«.

1904 hat darauf Gierse als erster an einem Teleostier, an *Cyclothone*, das vollkommene Fehlen einer Lagena konstatiert, wobei er

sich sofort des von *Chimaera* bereits bekannten Verhaltens erinnerte. Ich konnte dies nicht nur bestätigen, sondern fand außerdem noch, daß dies Verhalten auch für einen andern Vertreter derselben Familie, für *Sternoptyx,* sowie für zwei Angehörige der Familie der Stomiatiden, für *Chauliodus* und *Stylophthalmus* (über dessen Auffassung und Stellung ich schon früher gesprochen habe) charakteristisch ist. Ich konnte an allen diesen stets nur **eine** zusammenhängende Macula im Sacculus finden, welcher nur **ein** Otolith zukommt, und muß daher diesen Formen, wenn ich die gefundene Mac. mit der Mac. ac. sacc., den Otolithen mit dem des Sacculus, also der Sagitta, identifiziere, eine Lagena absprechen, umsomehr, als auch nicht die kleinste Spur eines äußerlich irgendwie vom Sacculus abgegrenzten Gebildes sich erkennen läßt, wie die mitgeteilten Abbildungen ohne weiteres zeigen. Und ich glaube zu dieser Annahme auch insofern berechtigt zu sein, wenn ich auf meine obigen Ausführungen zurückgreifen darf, als ich mir nicht vorstellen kann, wie ein und dieselbe Nervenendstelle, die ein und demselben Otolithen als percipierende Unterlage dient, gleichzeitig zwei verschiedene Funktionen haben soll. Man müßte denn gerade sagen, daß der vordere Teil der einzigen Macula des Sacculus der Mac. ac. sacc., der hintere Teil aber der Pap. ac. lag. entspräche, wie dies Retzius für *Chimaera* annahm. Dann muß man aber konsequenterweise auch den einzigen Otolithen theoretisch zerteilen und die vordere Hälfte als der Mac. ac. sacc. zugehörig, die hintere Hälfte als der Pap. ac. lag. zukommend, betrachten, was meiner Meinung nach unmöglich ist, oder doch zum mindesten ein Gewaltverfahren darstellt, welches den Tatsachen zuwiderläuft.

Merkwürdig genug ist der Befund immerhin, und viele Betrachtungen lassen sich an ihn knüpfen, umsomehr, als er bei andern Vertretern der in Betracht kommenden Familien nicht gemacht werden konnte; merkwürdig ferner, weil die betreffenden Gehörorgane im äußeren Habitus, von individuellen Kleinigkeiten abgesehen, eine auffallende Übereinstimmung mit den von *Chimaera* berichteten Verhältnissen erkennen lassen, und ein tiefergehender Unterschied nur insofern zum Ausdruck kommt, als bei jener der mediale Ductus endolymphaticus, in gerader Richtung aufsteigend, nach außen mündet, während er bei diesen, soweit er überhaupt zu erkennen ist (*Sternoptyx*), blind an der medialen Seite des Sin. sup., bzw. schon des Utriculus endet; merkwürdig endlich auch deshalb, weil offenbar diesen Tieren mit dem Verlust der Lagena ein typisches Organ verloren gegangen ist, welches sicher auch bei den Fischen irgendwelche bestimmten Funktionen verrichtet. Mögen diese Funktionen auch ganz andrer Art sein, als diese

sind, welche die Lagena in der aufsteigenden Wirbeltierreihe, dann zur Cochlea entwickelt, schließlich bei den Höchststehenden versieht (ich glaube, auch bei dem »hörenden« Zwergwels *Amiurus nebulosus* Lesueur ist es nicht die Lagena, welche das Tier bestimmte »Töne« empfinden und auf diese »Tangoreflexe«, wie es Beer (98) bezeichnet, reagieren läßt), wir kennen die eigentümlichen Funktionen nicht näher, solange die Physiologen nicht durch Experimente mit Tieren, bei denen die Lagena entfernt wurde, unser Wissen bereichern, — jedenfalls müssen diese Funktionen bei allen diesen Fischen fehlen. Man könnte ja diese verwunderliche Erscheinung etwa als Anpassung oder Folge des Tiefseelebens auffassen. Diese Annahme ist bequem und so lange unwiderlegbar, so lange die Funktion des Gebildes unaufgeklärt bleibt. Allein sie hilft uns nicht weiter und gibt uns vor allem keine Antwort auf die Frage, weshalb dann nicht auch die andren Tiere die gleichen Erscheinungen zeigen, welche doch unter gleichen Bedingungen, in gleichen Verhältnissen mit diesen leben.

Auch ich habe zunächst an eine derartige Erklärung gedacht, aber ich kam bald davon ab, als ich nämlich an der Hand von Brauers Ausführungen versuchte, sichere Stützpunkte für diese Vermutung aufzufinden. Brauer teilt die Tiefseefische in drei Kategorien ein (08, XV, II, S. 257). Die erste wird von denen gebildet, »die bereits im Litoral gelebt haben und Grundformen blieben, entlang den Abhängen der Küsten allmählich in die Tiefe wanderten«. Hier lassen sich nur geringfügige Änderungen nachweisen, zumal wenn man bedenkt, »daß die ganze Tiefseefauna von einer abstammt, die unter andern Verhältnissen bereits zu größter Mannigfaltigkeit sich ausgebildet hat und daher schon in ihrer Entwicklungsrichtung, bevor sie in die Tiefsee einwanderte, mehr oder weniger bestimmt war«. Die zweite Kategorie setzen diejenigen zusammen, »die aus dem Pelagial in das Bathypelagial übergewandert sind«. Sie sind »durch die neuen äußeren Faktoren, besonders durch die verschiedenen Lichtverhältnisse und die mit dem Dunkel verbundene Erschwerung des Kampfes ums Dasein, weit mehr beeinflußt worden«. Die dritte Kategorie, zugleich die am stärksten beeinflußte, bilden die Vertreter derer, »welche das Grundleben mit dem bathypelagischen vertauscht haben, indem bei ihnen nicht nur verschiedene Differenzierungen mancher Organe eingetreten sind, sondern auch eine Umgestaltung des ganzen Körpers notwendig geworden ist. Es sind die Ceratiiden und Saccopharyngiden. Bei ihnen finden sich denn auch Gestalten, die als die fremdartigsten und am meisten charakteristischsten der Tiefsee erscheinen müssen«.

Nimmt man hierzu noch die Tatsache, daß nach Brauer (06, XV, I, S. 338) zur ersten Kategorie die Macruriden (außer *Lyconus*), die Gadiden (außer *Melanonus*) und die Malthiden als benthonisch zu rechnen sind, und daß, mit Ausnahme der zur dritten Kategorie gestellten Saccopharyngiden und Ceratiiden, alle andern fast ohne Ausnahme (soviel die untersuchten Tiere betrifft, kann ich sagen, ohne jede Ausnahme) dem Bathypelagial, also der zweiten Kategorie einzugliedern sind, so ist ohne weiteres klar, daß biologisch ein Verlust der Lagena in den zwei genannten Familien, ganz abgesehen davon, daß er nicht einmal für alle Vertreter derselben konstant ist, sich unmöglich erklären läßt. Diese unbestreitbare Ansicht wird auch noch dadurch erhärtet, daß gerade der einzige Vertreter der Ceratiiden (*Dolopichthys*), welchen ich untersuchen konnte, (trotz der ihm von Garman nach einer Arbeit von Gill [09] beigelegten Bezeichnung als »a degenerate Ceratiid«), ein durchaus normales Verhalten im Aufbau seines Gehörorganes aufweist.

Ich halte dafür, daß erst ein eingehendes Studium der Entwicklungsgeschichte dieses Organsystemes an den vier »abnorm« gebauten Tiefseefischen es uns gestatten wird — falls ein solches überhaupt ausführbar und möglich ist — genauere Details darüber zu geben, ob wir es hier mit einer Rückbildung eines bestimmt irgendwie funktionierenden Organs zu tun haben, welches, vielleicht embryonal angelegt, beim adulten Tiere aber vermißt wird, oder ob hier ein ursprüngliches Verhalten gewahrt geblieben ist, das von dem von *Chimaera* bekannten nur durch die vorhin schon erwähnte abweichende Ausbildung des Ductus endolymphaticus sich unterscheidet. Erst dann, meine ich, kann man für den Fall einer Rückbildung von einer Anpassung an das Tiefseeleben reden. Diese wäre dann allerdings auch nur individuell zum Ausdruck gekommen. Einstweilen müssen wir uns mit der Feststellung der Tatsache genügen lassen.

Inwieweit nun die Verhältnisse, die uns in dem fehlenden Asteriscus bei *Vinciguerria* und *Dissoma* begegnet sind, etwa als Übergangsstadium dem eben besprochenen Verhalten anzureihen sind, und ob sie überhaupt weiteren Forschungen in dieser Richtung, auf ein reiches Vergleichsmaterial aufgebaut, standhalten werden, kann heute noch nicht entschieden werden.

Ich mag diesen Punkt nicht zu Ende führen, ohne Chuns treffenden Worten gelegentlich seiner Ausführungen über die Biologie der Tiefseeorganismen (03, S. 523 ff.) Erwähnung zu tun. Er sagt dort: »Wollten wir die Anpassungen der Tiefseefauna an die eigenartigen Existenz-

bedingungen gründlich erörtern, so möchten unsre Kräfte hierzu nicht ausreichen. Jeder Tiefenbewohner regt zu Betrachtungen über den ummodelnden Einfluß äußerer Bedingungen an, die sich nicht nur in der ganzen Gestalt, sondern auch in der inneren Organisation und in seiner Entwicklung aussprechen. Nimmt man einen Tiefseefisch zur Hand, so findet man . . . ., daß an den Gehörorganen die Vermittler des statischen Sinnes, nämlich die halbzirkelförmigen Kanäle, so umfänglich angelegt sind, daß das Centralnervensystem und die von ihm abgehenden Hirnnerven Platz schaffen müssen . . . Manche Strukturverhältnisse, so vor allem der Bau des Auges dürften wohl einer streng physikalischen Analyse zugänglich sein, während andre uns Aufgaben stellen, welche das Spiel der Phantasie mit Hypothesen zu lösen versucht.«

»Was hier von Tiefseefischen gesagt wurde, gilt für jeden Bewohner abyssaler Regionen bis hinab zu den einfachst gebauten Lebewesen, den Protozoen. Wer will diese Wunderwelt der Tiefsee in allen ihren Beziehungen erfassen, wer möchte sich vermessen, heute schon ihrer Eigenart gerecht zu werden? Überall Fremdartiges, Erstaunliches, nie Geschautes. Und doch geht dies niemals so weit, daß neue Organisationsverhältnisse, neue Typen, welche kein Analogon an der Oberfläche besitzen, uns entgegentreten. Es handelt sich immer nur um Anpassungen und Umformungen von Gestalten, die in ihrem Aufbau von denselben Gesetzen beherrscht werden, wie die übrige Lebewelt.«

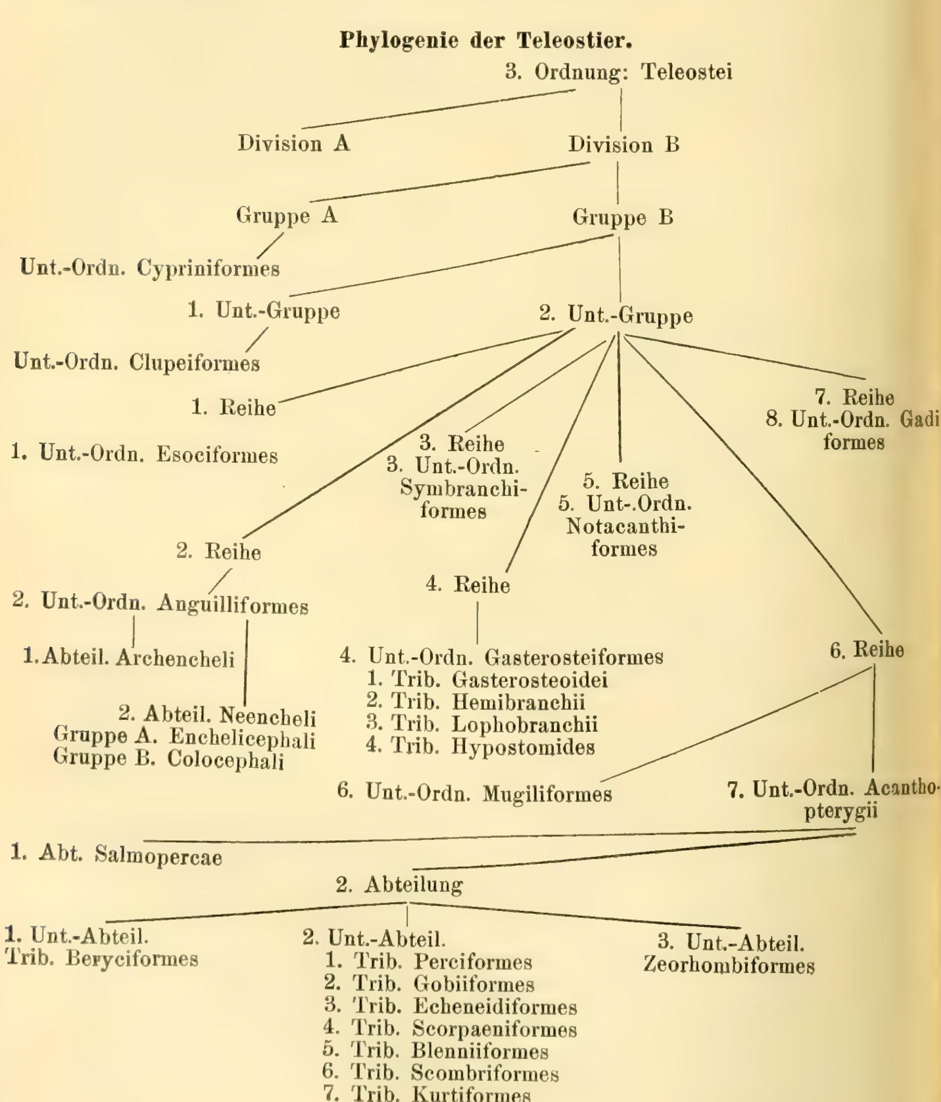
3. Canalis utriculo-saccularis.

In den allgemeinen Bemerkungen am Schlusse seines großen Werkes gibt Retzius eine tabellarische Übersicht über diesen Teil des Teleostiergehörorganes. Er scheidet da die Fische, welchen eine Verbindung zwischen Pars superior und Pars inferior, zwischen Utriculus und Sacculus zukommt, von denen, welche dieser Verbindung, des Can. utr.-sacc., ermangeln. Diese Beobachtungen verwertet er dann im Hinblick auf die Verwandtschaftsverhältnisse. Nun hat sich aber im Laufe der Zeit einerseits die Systematik der Fische auf Grund weitgehender anatomischer Studien sehr verändert, und andrerseits sind in den letzten Jahrzehnten eine Reihe neuer Beobachtungen hinzugekommen, welche wir nicht zum wenigsten einer ausgedehnten Erweiterung unsrer Kenntnisse durch zahlreiche neue Funde zu verdanken haben. Daher möchte es vielleicht nicht unangebracht sein, einmal alle Tatsachen zusammenzufassen und vom heutigen Stande aus einen Vergleich, unter Hinzunahme auch der vorliegenden Untersuchungsergebnisse zu versuchen. Ich verweise hierbei

auf die am Ende beigefügte Tabelle, welche an der Hand der Systematik nach Goodrich (09) alle bisher untersuchten Tiere mit einer Angabe über den jeweils gemachten Befund, den Aufenthaltsort des Fisches und den Autor, sowie einige vergleichend-systematische Bemerkungen enthält.

Um nun schnell über die Stellung des Einzelindividuums unterrichtet sein zu können, füge ich hier, zum Teil wenigstens, ein Diagramm ein, das Goodrich (09, S. 370) über die Phylogenie der Teleostier aufgestellt hat.

Phylogenie der Teleostier.



Die erste Gruppe: Gruppe *A*, mit der einzigen Unterordnung der Cypriniformes (Ostariophysi) umfaßt die beiden Tribus: Characinoidei und Siluroidei. Mit Ausnahme zweier Vertreter der zu den Siluroidei gestellten Familie der Loricariiden zeigt die ganze Gruppe eine prächtige Harmonie übereinstimmender Untersuchungsergebnisse. Allen Vertretern kommt der Can. utr.-sacc. nach Retzius, Nusbaum und Sidoriak, Kuhn, Wright und Tafani zu. Nur bei v. Iherings Angaben kann man vielleicht Bedenken tragen, sie als feststehende Tatsachen hinzunehmen, da er in seiner hauptsächlich dem vergleichenden Studium der Otolithen gewidmeten Arbeit nicht immer genügende Angaben macht und nur für einige Tiere das Vorhandensein des Can. utr.-sacc. ausdrücklich feststellt. Vielleicht hat er sich auch bei den beiden Ausnahmen, den Loricariiden, geirrt. Ich halte das deshalb nicht für ausgeschlossen, weil er sich bei seinen Angaben über *Chaetostomus* direkt widerspricht. Auf Seite 480 verneint er die Existenz des Ductus utriculosaccularis, die er auf S. 504 ausdrücklich erwähnt. Auch hier müssen Spezialstudien genaue Aufklärung geben.

Ganz anders die zweite, Gruppe *B*. Hier zeigt schon die 1. Untergruppe der Clupeiformes (Isospondyli, Malacopterygii) ein sehr abwechslungsreiches Bild. Nach Fischer (54) fehlt der Kanal den Mormyriden. »Nur noch als verdünnte Stelle der Wandung angedeutet« sieht ihn Retzius bei einem Vertreter der Clupeiden (*Clupea harengus* L.) und bei einem Vertreter der Salmoniden (*Coregonus oxyrhynchus* L.), während er einem andern Salmoniden (*Salmo salar* L.) zukommt. Diesen Angaben von Retzius über *Clupea harengus* stehen nun neuere Forschungen Ridewoods an britischen Clupeiden gegenüber, in denen durch Injektion des Labyrinthes ein unzweifelhafter Nachweis für die Existenz des Kanales erbracht wurde. Die Beobachtungen aber, welche Retzius hinsichtlich der Salmoniden (Salmo salar) gemacht, kann ich dadurch bestätigen, daß ich bei *Microstoma* und *Argentina*, zwei Tiefseebewohnern, diesen Verbindungsgang fand. Immerhin läßt sich bei allen diesen im ganzen noch eine familiäre Übereinstimmung feststellen, die der folgenden Familie, den Stomiatiden (= Brauers Stomiatidae + Sternoptychidae) vollkommen fehlt. Allen Stomiatiden (nach Brauer), außer *Dactylostomias*, kommt der Canalis communicans zu; unter den Sternoptychiden finden wir ihn nur bei *Vinciguerria*, *Argyropelecus* und *Sternoptyx*. Er fehlt bei *Gonostoma* und *Cyclothone*. Was die letztgenannte Gattung anlangt, so befinde ich mich da in bewußtem Gegensatz zu den Ausführungen von Gierse (04, S. 65), der hier von einem anscheinend konstant auftretenden Can. utr.-sacc. spricht; er gibt

wenigstens nichts darüber an, ob der Canalis communicans bei einem der zehn von ihm untersuchten Tiere gefehlt hat. Ich habe mich vergebens bemüht, auch unter Zuhilfenahme der stärksten Vergrößerungen eine derartige Bildung aufzufinden. Es ist mir bei keinem der acht untersuchten Tiere gelungen und muß ich deshalb diesen Kanal für *Cyclothone* ablehnen.

Die ganze 2. Untergruppe nun teilt Goodrich in sieben Reihen ein. Unter diese sind die weitestgehend gegliederten acht Unterordnungen gestellt, die alle noch fehlenden Fische umfassen.

Von der 1. Reihe mit der 1. Unterordnung, den Esociformes (Haplomi) hat Retzius nur einen Esociden (*Esox lucius* L.) und zwei Scombresocidae: *Belone vulgaris* und *Exocoetus volitans* untersucht. Einen weiteren Beitrag lieferte Tafani mit *Belone acus* und Mullenix berichtete erst neuerdings über *Fundulus*, einen Angehörigen der Familie der Cyprinodonten, aus der v. Ihering schon *Jenynsia lineata* Jen. und *Girardinus caudimaculatus* Hens. (diese mit bestimmten Angaben) bearbeitet hatte. Auch ich selbst hatte Gelegenheit, an zwei Cyprinodonten anläßlich meiner Vorstudien zur Technik des Schneidens einige Beobachtungen zu machen, die an dieser Stelle Platz finden sollen. Nach diesen steht der Verbindungsgang zwischen Utriculus und Sacculus für *Xiphophorus helleri* und *Pseudo-Xiphophorus bimaculatus* außer Frage. Nimmt man hierzu noch die von mir untersuchten Tiefseefische, die Scopeliden, so erkennt man leicht, daß auch hier keine völlige Übereinstimmung herrscht: *Esox lucius* hat den Kanal, dagegen fehlt er den untersuchten Scopeliden bis auf *Chlorophthalmus*; den Cyprinodonten steht er ausnahmslos zu, bei den Scombresociden wird er vermißt.

In der 2. Reihe mit der 2. Unterordnung, den Anguilliformes (Apodes) fand Retzius den Verbindungskanal bei den Anguilliden (*Anguilla vulgaris*); Tafani bestätigte den Befund für *Conger vulgaris*. Bei den dieser Familie nahe verwandten Nemichthyiden vermißte ich ihn für *Labichthys elongatus*, während ich ihn bei *Serrivomer* deutlich beobachtete. Auch Kuhn (77) beschreibt ihn für *Muraena anguilla* und Tafani für *Muraena helena*.

Von der 3. Reihe mit der 3. Unterordnung, den Symbranchiformes, fehlen, bis auf eine ungenaue Angabe v. Iherings für *Symbranchus marmoratus*, bisher noch alle Angaben.

Die 4. Reihe (4. Unterordnung: Gasterosteiformes), welche die Catosteomi, Hemibranchii und Lophobranchii umfaßt, zeigt in den nur von Retzius ausgeführten Untersuchungen folgenden Befund.

Der Familie der Gasterostei (*Gasterosteus spinachia* L.) kommt der Can. communicans zu. Dasselbe gilt für die zu den Lophobranchiern gehörenden Familien der Syngnathiden (*Siphonostoma typhle* Kp.) und Hippocampiden (*Hippocampus brevirostris* Leach).

Von der 5. Reihe mit der 5. Unterordnung, den Notacanthiformes (Heteromi), gibt es ebenfalls bis heute keine Untersuchungen.

Die 6. Reihe zeigt in der 6. Unterordnung, den Mugiliformes (Percesoces), ebenfalls keinen einzigen Vertreter. TAFANI gibt zwar an, daß er *Mugil chelo* (85, S. 112) untersucht habe. Seine Befunde darüber aber teilt er leider nicht mit.

Dagegen ist die ebenfalls zur 6. Reihe gestellte 7. Unterordnung der Acanthopterygii durch reiches Beobachtungsmaterial ausgezeichnet. Wie ich es für die Beryciden (*Melamphaes megalops* Lütk.) feststellte, so hat auch RETZIUS bei den Spariden (*Pagellus centrodontus* C. V.) und bei den Mulliden (*Mullus barbatus* L.) keinen Can. utr.-sacc. auffinden können. Im gleichen Sinne äußert sich TAFANI über die von ihm untersuchten Spariden und *Mullus surmuletus*, der nach GÜNTHER (86, S. 284) übrigens nur das Weibchen zu *Mullus barbatus* ist. Dagegen konstatiert CANESTRINI den Can. utr.-sacc. für die Sciaeniden (*Umbrina cirrhosa*), RETZIUS weiterhin für die Ostraciontiden (*Ostracion cornutus* L.) und die Tetrodontiden (*Tetrodon mappa* Less.). Dieses »positive« Verhalten gilt auch für die Moliden, über die THOMPSON an *Orthagoriscus mola* Angaben macht. Den Perciden fehlt die Verbindung wieder. TAFANI vermißte sie bei *Labrus mixtus* und RETZIUS hat sie an *Lucioperca sandra* Cuv. und *Perca fluviatilis* L. nicht wahrgenommen. Er stellt sich da nach seiner eigenen Angabe in Gegensatz zu HASSE (73, S. 440), welcher die Verbindung der Pars superior und inferior für *Perca* ausdrücklich erwähnt. RETZIUS befindet sich aber hier auch im Gegensatz zu KUHN (77), dessen Arbeit er kannte und anführt, auf dessen abweichenden Befund er aber nicht eingegangen ist. Den Entscheid über den wahren Sachverhalt müssen wir zukünftigen Forschungen auf diesem Gebiete überlassen.

Den Cichliden kommt nach v. IHERING der Kanal zu, und zwar konstatiert er ihn bestimmt für *Geophagus brasiliensis* Qu. u. G., *Acara faceta* Jen. und *Crenicichla lepidotus* Heck., die er noch zu den Cyprinodonten zählt. Dies mag zugleich ein Beispiel für die gewaltige Umwälzung sein, wie sie in der Systematik in zwei Dezennien Platz gegriffen hat.

Hier sei es mir auch gestattet, in aller Kürze zu erwähnen, wie wenig Wert solche oberflächlichen Angaben haben, wie sie z. B. PELLE-

GRIN, dessen ich in der Einleitung schon gedachte, gegeben hat, indem er von den Gehörorganen, welche er in etwa zwölf Zeilen abtut, nur sagt: »qu' ils ne diffèrent pas de ce que l'on rencontre chez les Percidés«. Dabei fehlt aber den Perciden nach allen Untersuchungen der Can. utr.-sacc., der für die Cichliden von v. IHERING gefunden wurde. PELLEGRIN hätte beide Arbeiten (RETZIUS und v. IHERING) kennen müssen und wäre das seiner monographischen Abhandlung der Cichliden auch schuldig gewesen.

Von nun an verschwindet der Canalis communicans bis auf eine nicht sehr sichere Ausnahme, welche CANESTRINI von *Thynnus vulgaris* berichtet. Alle andern zum größten Teile von RETZIUS und mir untersuchten Tiere entbehren dieses Verbindungsganges, so Labriden (*Labrus mixtus* L. und der von TAFANI untersuchte *Labrus turdus*), Gobiiden (*Gobius niger* L.), Trigliden (*Trigla gunardus* L.), Cyclopteriden (*Cyclopterus lumpus* L.), Trachiniden (*Trachinus draco* L.), Callionymiden (*Callionymus lyra* L.), Blenniiden (*Anarrhichas lupus* L.) und Zoarciden (*Zoarces viviparus* Cuv.) nach RETZIUS' Untersuchungsberichten. An diese anschließend nenne ich die Giganturiden, bei denen ich an *Gigantura Chuni* A. Br. ein gleiches beobachtete. Hinsichtlich der Stellung dieser Familie im System von GOODRICH bin ich völlig im unklaren, da er diese trotz Kenntnis der Untersuchungen BRAUERS nicht verzeichnet. Da nun BRAUER die Giganturiden an die Ophidiiden angliedert, welche bei GOODRICH als zweitnächste Familie der ebenerwähnten Zoarciden aufgezählt sind, so füge ich sie aus diesem Grunde hier ein.

Weiterhin fehlt der Can. utr.-sacc. bei den Lophiiden (*Lophius piscatorius* L.) und nach den vorliegenden Untersuchungen den Ceratiiden, unter die GOODRICH die BRAUERschen Familien der Ceratiiden (*Dolopichthys*) und Aceratiiden (*Aceratias macrorhinus* A. Br.) zusammenfaßt. Auch den merkwürdigen Malthiden (*Halicmetus ruber*) kommt er nicht zu.

Dank Herrn Dr. STECHE kann ich auch für die Carangiden eine dementsprechende Angabe, und zwar für *Photoblepharon palpebratus* machen, und im gleichen Sinne lauten auch RETZIUS' Ergebnisse für die Scombriden (*Scomber scomber* L.), die Zeiden (Cyttiden) mit *Zeus faber* L. und alle untersuchten Pleuronectiden, unter denen KUHN schon für *Solea vulgaris* das gleiche angegeben hatte. Auch TAFANI machte hierzu einige Mitteilungen.

Die 7. Reihe endlich mit den Gadiformes (Anacanthini) als 8. Unterordnung zeigt sowohl in der Familie der Macruriden (*Macrurus* [*Mystaco-*

nurus] *cavernosus*) als auch der Gadiden für alle bisher bekannten Vertreter das vollständige Fehlen des Can. utr.-sacc., eine Tatsache, die auch durch das abweichende Ergebnis CANESTRINIS für *Merlucius* nicht umgestoßen werden kann, zumal da VESCOVIS und TAFANIS Befunde an diesem Fische CANESTRINI direkt widersprechen. CANESTRINI (84) sagt nämlich: »il tratto d' unione del vestibulo col sacculo è talvolta molto ristretto (Ciprinoidi), percui il primo si unisce al secondo con una specie di picciulo. In altri casi il tratto d' unione è assai più ampio, tanto che nel *Merlucius esculentus* il vestibulo si attacca al sacculo in tutta la sua lunghezza«. TAFANI (85) aber bemerkt ausdrücklich zu *Merlucius*: »Il pavimento dell' otricello, ossia la faccia inferiore, parrebbe a tutta prima che non offrisse alcun fatto notevole, mancandovi la macula neglecta e secondo, quanto RETZIUS (Das Gehörorgan von *Gadus morrhua*, pag. 73, e tavola 12, fig. 1—2.) ha scritto a proposito del *Gadus morrhua*, parrebbe ancora che vi dovesse mancare il foro di comunicazione col sacchetto come nel *Rhombus laevis*«. Auch aus dem Grunde bin ich geneigt, mehr TAFANIS Mitteilungen mich anzuschließen, weil sie einmal neueren Datums sind und weil sie auf gründlicheren Untersuchungen basieren als der Befund CANESTRINIS, dem ein vergleichendes Studium der Otolithen die Hauptsache war und der infolge davon trotz einiger Abbildungen nur recht mangelhafte anatomische Angaben darbietet.

Gewiß ein wechselvolles Bild, wenn man die Ergebnisse der langen Reihe miteinander vergleicht! Alle Übereinstimmungen scheinen zu fehlen oder doch nur in so geringem Maße aufzutreten, daß sie hinter die Fülle von Abweichungen ganz zurücktreten. Ein großer Übelstand dabei ist es freilich, daß von den allermeisten Familien nur ein einziger Vertreter bekannt ist. Dies ist umso bedenklicher deshalb, weil ich hinsichtlich der Familien der Stomiatiden, Sternoptychiden und Scopeliden, in denen ein reicheres Vergleichsmaterial vorliegt, mehrmals Untersuchungsergebnisse habe mitteilen müssen, welche in offenbarem Widerspruche miteinander stehen. Immerhin gibt es Konstanten, wenn wir einmal die Characinoiden und die Siluriden, die Clupeiden und Salmoniden, die Cyprinodonten und die Lophobranchier ins Auge fassen. Ferner sind hier die Scombresociden, Anguilliden, Muraeniden, Cichliden und nicht zuletzt die Pleuronectiden und Gadiden zu nennen, welche, um nur einige herauszugreifen, bei allen Vertretern völlige Konstanz der Beobachtungen erkennen lassen.

Daneben aber gibt es noch Übereinstimmungen andrer Art, ich meine die zwischen den bisher bekannten Oberflächenfischen und den

von mir untersuchten Tiefseeformen. Ganz unverkennbar ist das bei den Salmoniden, den Blenniiformes (Jugulares und Pediculati) und den Gadiformes (Anacanthini) der Fall. Und so wie oben durch eine größere Anzahl von Untersuchungen an mehreren Vertretern ein und derselben Familie vielleicht die Zahl der Konstanten sich rasch vermehren möchte, so würde dies auch hier zutreffen, wenn nach Möglichkeit die Familien bearbeitet würden, welche sowohl Oberflächen- wie Tiefseeformen aufweisen. Erst dann werden wir imstande sein, über diese beiden Punkte ein hinreichend sicheres Urteil aussprechen zu können.

Am meisten aber hat entschieden ein von v. Ihering (91, S. 480) zuerst mitgeteiltes Vergleichsmoment für sich, welches nämlich nach biologischen Gesichtspunkten Süßwasserfische und Meeresbewohner hinsichtlich der Existenz oder des Fehlens des Can. utr.-sacc. scheidet. Ich illustriere dies am besten mit einigen Zahlen. Dabei scheiden natürlich alle Angaben, die nicht ganz bestimmt sind, von vornherein aus; die drei Tiere, denen ein Aufenthalt sowohl im Meere wie im Süßwasser, wenigstens zu gewissen Zeiten, eigentümlich ist (*Salmo*, *Coregonus*, *Anguilla*), werden in Klammern dem jeweils zutreffenden Befund angegliedert. Von 118 bisher daraufhin untersuchten Tieren gehören 38 (+ 3) dem Süßwasser, 80 (+ 3) dem Meere zu. Von den Süßwasserformen kommt der Verbindungskanal 33 (+ 3) zu und nur 5 lassen ihn vermissen. Umgekehrt fehlt er 51 Meeresbewohnern und nur 29 (+ 3) weisen ihn auf. Danach scheint es tatsächlich, daß sein Auftreten ein fast typisch zu nennendes Charakteristikum für das Leben im Süßwasser ist, sein Fehlen aber auf den Aufenthalt im Meere hindeutet. Ob man nun daraus weiter folgern darf, daß etwa den wenigen Süßwasserfischen, bei denen der Can. utr.-sacc. nicht gefunden wurde, erst ein sekundäres Leben im Süßwasser zukommt, daß sie also ursprünglich Meeresbewohner waren, muß dahingestellt bleiben. Vielleicht scheint das Verhalten der Perciden dafür zu sprechen, bei denen der Verbindungsgang zwischen Utriculus und Sacculus durchweg fehlt, und zwar sowohl dem Vertreter der Meeresbewohner als auch den beiden Süßwasserformen. Dann müßte man konsequenter Weise das Umgekehrte für die Meeresbewohner annehmen, welche den Canalis communicans besitzen. Sie müßten also ursprünglich zur Süßwasserfauna gehört haben. Es wäre vermessen, heute schon ein scharfes Urteil über diese Hypothesen abgeben zu wollen; nur soviel kann man mit Bestimmtheit sagen, daß damit eine ganze Fülle von neuen biologischen Problemen eröffnet wird, die in künftiger

Forscherarbeit das Für oder Wider auch in diesem Punkte ergeben werden.

4. Macula neglecta.

»Sie besitzt ab origine schon einen rudimentären Charakter«, sagt WIEDERSHEIM (02, S. 318) von der *Macula neglecta* und dieser Satz darf wirklich als ein Leitmotiv zu dieser Betrachtung dienen. Und wenn ich auch in der Hauptsache auf das Studium der früher schon erwähnten Tabelle hinweisen will, welche in Kürze alles das bringt, was ich in langwierigen Aufzählungen berichten müßte, so muß ich doch auf einiges schon hier aufmerksam machen. Gleichzeitig möchte ich bemerken, daß leider sehr viele Forscher gerade dieser Nervenendstelle gar keine Beachtung geschenkt haben, sei es, daß ihre Untersuchungen vor der Entdeckung der Mac. negl. durch RETZIUS (72) erschienen sind, sei es auch deshalb, weil sie andre Interessen diese vernachlässigen ließen. Das trifft bei allen denen zu, die ihr Hauptaugenmerk auf das Studium der Otolithen verwandten und dabei wohl gelegentliche Bemerkungen über das membranöse Gehörorgan ihrer Untersuchungsobjekte gaben, die zugehörigen Nerven aber unberücksichtigt ließen. Auf diese Weise treten gerade hier oft recht fühlbare Lücken zutage.

Trotz allem kann ich RETZIUS' Angaben, der das Auftreten der Mac. negl. in überwiegender Zahl feststellte (22 von seinen 33 Tieren besaßen sie), durchaus bestätigen. Der großen Mehrzahl kommt sie zu und nur sehr wenige lassen sie vermissen. Auch hier lehrt am besten der Vergleich, wie ungeheuer wechselvoll ihr Auftreten schon im Rahmen einer Familie sein kann. Ich will nur zwei Beispiele anführen: GIERSE fand bei den zehn untersuchten Tieren nur einmal eine Mac. negl. (04, S. 65 u. Taf. XVI, Fig. 24), und ich konnte sie bei allen acht von mir untersuchten Angehörigen dieser Gattung nie wahrnehmen. Und innerhalb der Gattung *Stomias* kommt sie sogar der einen Species (*boa*) zu, bei einer andern (*colubrinus*) war keine Spur davon vorhanden. Was hier gesagt ist, das kehrt dann oft in großen Gruppen wieder. Hier stehen Fehlen und Vorhandensein in engster Verbindung, so bei den Cypriniformes und Clupeiformes, desgleichen bei den Gasterosteiformes und Acanthopterygiern. Dem stehen andre mit völliger Übereinstimmung gegenüber, so die Gadiformes, bei denen eine Mac. negl. nie beobachtet wurde, und auf der andern Seite die Anguilliformes, bei denen sie konstant erscheint. Solche Übereinstimmungen finden sich aber auch weiter innerhalb der kleineren Verbände und Familien. So zeigen z. B. in der reichlich variierenden Unterordnung

der Clupeiformes die Salmoniden ein rein »positives« Verhalten gegenüber dieser Nervenendstelle. Dasselbe gilt für die unter die Esociformes gestellten Familien der Scopeliden und Scombresociden. Innerhalb der Acanthopterygii sehen wir weiter die Konstanz bei den Vertretern der Familie der Spariden, Mulliden und Perciden; das gleiche, nur »negativ«, lassen die unter die Pediculaten gestellten Familien erkennen, endlich auch die Zeiden und Pleuronectiden, welche GOODRICH mit der Familie der Amphistiiden zu der Unterabteilung der Zeorhombiformes vereinigt.

Greifen wir jetzt einmal die Familien heraus, von denen Oberflächen- und Tiefseeformen untersucht sind, dann ergeben sich übereinstimmende Resultate für die Salmoniden und die Anguilliden, wenn wir diese einmal mit der ihr nahestehenden Familie der Nemichthyiden vergleichen dürfen. Hier liegt stets »positives« Verhalten vor. »Negatives«, aber übereinstimmendes läßt sich für die zu den Pediculaten gestellten Familien und schließlich für die gesamte 8. Unterordnung der Gadiformes (Anacanthini) konstatieren.

Ob ein biologischer Vergleich hier zu denselben Schlußfolgerungen wie bei dem Can. utr.-sacc. führen würde, möchte ich schon deswegen bezweifeln, weil die Mac. negl. bei der überwiegenden Mehrzahl der Untersuchungsobjekte beobachtet wurde, und zwar sowohl für Süßwasserbewohner als auch für Meeresformen. Auch hier will ich den Beleg mit Zahlen geben, die unter den gleichen Voraussetzungen gewonnen sind, wie ich es für den Can. utr.-sacc. angeführt habe. Von 96 daraufhin untersuchten Fischen gehören 18 (+ 3) dem Süßwasser an; 78 (+ 3) sind Vertreter der Meeresfauna. Von diesen 18 Süßwasserfischen besitzen 15 (+ 3) die Mac. negl.; nur 3 lassen sie vermissen. Was die Bewohner der Meere anlangt, so haben 48 (+ 3) diese Nervenendstelle; bei 30 konnte sie nicht nachgewiesen werden.

Im Anschluß an diese Zahlen sei es mir gestattet, in Kürze auf eine Hypothese einzugehen, die RUDOLF PANSE (99, S. 206) in seiner vergleichend-anatomischen Abhandlung über die Funktion der Mac. negl. aufstellte. Er führt dort folgendes aus: »Eine bei vielen Fischen, den Amphibien und den Vögeln vorhandene Nervenendstelle ohne Kalkbelag, die erst RETZIUS genaueren Untersuchungen unterwarf, ist die Mac. negl. oder vielmehr die Maculae neglectae, da sie meist als zwei paarweise winzige, kugelige Nervenfleckchen sich darbieten. Ihr Zweck ist bis jetzt völlig unaufgeklärt, Otolithen sind nie auf ihr vorhanden. Ihre Lage an Stellen, wo Verbindungsröhren zweier größerer Abteilungen des häutigen Gehörorganes bestehen, läßt mich daran den-

ken, daß ihre wie bei den übrigen Nervenflecken gestalteten Haarzellen durch Strömungen erregt werden, die folgendermaßen zustande kommen. Sucht das Tier größere Tiefen auf, so wird durch den Druck des Wassers (10 m = 1 Atmosphäre) auch ein stärkerer Druck auf das innere Gehörorgan ausgeübt. Bewiesen wird der höhere Druck der inneren Organe durch ihr Hervortreten bei Tiefseefischen, die schnell an die Oberfläche gezogen werden. Während durch den Ductus lymphaticus ein Teil derselben einen Abflußweg hat und den Druckschwankungen der Umgebung leichter folgen wird, ist in dem Teile ohne Verbindungen, den Bogengängen und Utriculus, ein solcher Ausgleich nur durch die erstgenannten Teile möglich. Die ausgleichende Strömung muß durch die Verbindungsröhre beider gehen, an ihrem Eingange liegt die Mac. negl.«.

»Wir würden hier also ein Organ zur Beurteilung des Wechsels im Atmosphären- oder Wasserdruck vor uns haben, doch spricht gegen diese Erklärung mancherlei, unter anderm das bisher vergebliche Suchen nach ihm bei einigen Gliedern einer Gruppe, in der nahe Verwandte die Stelle zeigen; auch ihr Vorhandensein bei einigen Anuren und Süßwasserfischen, bei denen so bedeutende Druckschwankungen wie bei den Meeresbewohnern ausgeschlossen sind. Hier haben weitere Forschungen Klarheit zu schaffen, vielleicht an Tiefseefischen.«

Es kann nicht meine Aufgabe sein, mich in eine längere Erörterung darüber einzulassen, ob auf physikalischer Grundlage eine derartige physiologische Deutung der Funktion der Mac. negl. überhaupt haltbar ist. Ich möchte es zum mindesten bezweifeln, da es mir unglaubhaft erscheint, daß durch einen blind geschlossenen Gang, wie es der Ductus endolymphaticus ist — denn diesen meint Panse offenbar, wenn er vom »Ductus lymphaticus« schlechthin spricht — ein Ausgleich des größeren Druckes stattfinden soll, der sicher mit dem Hinabsteigen in größere Tiefen im Innern des Gehörorganes zustande kommt. Eine derartig regulatorische Funktion wäre doch nur dann möglich, wenn der Duct. end. entweder, wie bei den Holocephalen und Plagiostomen, frei nach außen mündete, oder, wenn er in offener Kommunikation mit dem Schädelinnern, speziell dem Perilymphraum, stünde. Da aber die gesamte Perilymphe bei einem Aufsuchen größerer Meerestiefen ebenfalls einem erhöhten äußeren Druck ausgesetzt wird, der durch einen äquivalenten Gegendruck ausgeglichen werden muß, welcher seinerseits noch durch einen Zustrom von Endolymphe mittels des Duct. end. aus dem Gehörorganinnern vermehrt wird, so sehe ich

keine Möglichkeit, auf welche Weise der Ausgleich des vermehrten Druckes zustande kommen soll, besonders, weil der Druck ja für Endo- und Perilymphe im selben Verhältnis wächst. Daß an der Erklärung Panses viel zu wünschen übrig ist, sieht er ja auch selbst schon, wie aus seinem Nachsatz deutlich genug hervorgeht. Aber da er durch Untersuchungen an Tiefseefischen Klarheit darüber erhofft, will ich folgendes bemerken. So oft ich eine Mac. negl. gefunden habe, war sie immer einfach gestaltet. Es ist mir nie gelungen, eine Doppelbildung dieser Nervenendstelle nachzuweisen. Dagegen beobachtete ich in vier Fällen, bei den beiden Salmoniden: *Microstoma* und *Argentina* (hier etwas anders gestaltet), ferner bei *Myctophum* und *Melamphaes*, eine otolithenartige Konkreszenz — um nicht direkt zu sagen, einen »Otolithen« — auf der Mac. negl., eine Erscheinung, die ein vollkommenes Novum darstellt. Doch auch hier möchte eine einheitliche Deutung, ganz abgesehen von den verschiedenartigen Ausbildungen des otolithenartigen Gebildes, sehr schwierig sein, weil die Salmoniden zugleich den Can. utr.-sacc. erkennen lassen, welcher den beiden andern vollkommen fehlt. Das führt mich weiter dazu, Panses Worte zu unterstreichen, daß das bisher vergebliche Suchen nach der Mac. negl. bei einigen Gliedern einer Gruppe, in der nahe Verwandte die Stelle zeigen, seiner Annahme entgegenläuft; denn auch bei Tiefseefischen trifft dies zu, ich erinnere nur an meine Angaben über die Stomiatiden und Scopeliden. Ferner spricht das häufige Auftreten einer Mac. negl. bei Süßwasserbewohnern und nicht zuletzt die Tatsache dagegen, daß diese Nervenendigung bei sehr vielen Tiefseefischen, welche doch mit den andern die gleichen Bedingungen teilen, vollständig vermißt wird. Selbst wenn wir annehmen wollen, dass alles dies noch nicht zu einer Widerlegung dieser Theorie ausreichend sei, so wird sicher der Hinweis genügen, daß sich unter den bisher untersuchten Tieren viele finden, bei denen wir bei fehlendem Can. utr.-sacc. die Mac. negl. wahrnehmen, und daß auf der andern Seite oft den Fischen mit Can. utr.-sacc. die Mac. negl. fehlt. Bei allen diesen ist aber eine Funktion im Sinne von Panse eo ipso ausgeschlossen.

Ich darf auch diese Behauptung mit einigen Zahlen illustrieren. Zu diesen sind alle Tiere herangezogen, die auf beides hin untersucht wurden, und die vollkommen unzweifelhafte Angaben erkennen lassen. Im Hinblick auf die drei dem Meere und dem Süßwasser zugehörenden Fische verhalte ich mich wie früher und füge den Befund an der betreffenden Stelle in Klammern bei.

Meeresbewohner: untersucht sind 79 (+ 3) Fische:

Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Anzahl
+	+	19 (+ 3)
+	—	9
—	+	30
—	—	21

Süßwasserbewohner: Genaue Angaben bestehen für 18 (+ 3):

Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Anzahl.
+	+	13 (+ 3)
+	—	3
—	+	2
—	—	0

Wie steht es nun mit PANSES Theorie, wenn man sie einmal mit den Beobachtungen v. IHERINGS verknüpft, die ja darauf hinausliefen, daß das Auftreten des Can.utr.-sacc. für Süßwasserbewohner fast typisch zu nennen sei? PANSE setzt das Vorhandensein des Can. communicans voraus und baut darauf, verbunden mit dem gleichzeitigen Auftreten einer Mac. negl. seine Theorie auf, welche auf eine Regulation der Druckschwankungen hinauskommt. Da nun die größten Druckschwankungen nur in tieferen Gewässern werden auftreten können — und zwar wird das vorzugsweise im Meere der Fall sein — gerade den meisten Meeresbewohnern aber die Verbindung zwischen Utriculus und Sacculus fehlt, eine Mac. negl. aber zukommt, so käme man hier zu Widersprüchen, für die wohl schwerlich ein befriedigender Ausgleich gefunden werden möchte.

5. Ductus endolymphaticus.

Es erübrigen noch einige Bemerkungen über den Ductus endolymphaticus, diesen blind geschlossenen, vielumstrittenen Sacculusfortsatz. Nachdem KEIBEL (99) die Homologie dieses Gebildes mit dem Duct. end. der Selachier festgestellt hatte, verwarf RUDOLF KRAUSE (01 und 02) in zwei Arbeiten diese Auffassung vollkommen und sagte dazu (02): »Eine Ausnahmestellung unter den Wirbeltieren nehmen in dieser Hinsicht die Knochenfische ein. Sie besitzen überhaupt keinen Duct. end. Das, was man (72, 81 RETZIUS; 73 HASSE) mit diesem Namen belegte, hat entwicklungsgeschichtlich nichts damit zu tun. Es entsteht erst sehr spät, dann wenn schon alle andern Teile des Gehörorganes ausgebildet sind, und stellt einen kleinen, sich aus dem Saccu-

lus ausstülpenden Recessus dar, der nie eine bedeutendere Ausdehnung erlangt und niemals an seinem Ende eine sackförmige Erweiterung trägt. Bei vielen Knochenfischen fehlt das Gebilde auch gänzlich. Man möchte es da, wo es vorkommt, als einen Recessus dorsalis sacculi bezeichnen, ein Ductus endolymphaticus ist es aber nicht«. Alle diese Ausführungen stützt KRAUSE durch entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen. In der neusten auf diesem Gebiete erschienenen Arbeit von WENIG (11) spricht sich der Autor nach langwierigen Untersuchungen an zu diesem Zwecke besonders gezüchteten Stadien von *Trutta fario* dahin aus, daß »der Labyrinthanhang der Knochenfische den Namen ‚Duct. endolymph.', mit dem ihn die alten Anatomen bezeichnet haben, auf Grund seiner Arbeit mit Recht weiterbehalten kann«.

Man mag sich dazu stellen, wie man will, jedenfalls habe ich den Duct. end. bei den meisten von mir untersuchten Tieren nachweisen können, und bin ich geneigt, in den Fällen, wo ich seiner nicht habhaft werden konnte, dies besondern Ursachen zuzuschreiben, die in unzulänglicher Konservierung und damit aufs engste verknüpften Folgeerscheinungen ihren Hauptgrund haben mögen.

Zusammenfassung und Schluß.

1. Im Hinblick auf die Innervierung des Tiefseefischgehörorganes ist zu bemerken, daß sie für den Utriculus mit Crista ac. amp. ant., Crista ac. amp. ext., Rec. utr. und die Macula sacculi vollständig mit den Angaben von RETZIUS übereinstimmt. Anders verhält sich die Versorgung der Mac. negl., Pap. ac. lag. und Crista ac. amp. post. Sie erfolgt stets durch eine vom Ramulus sacculi (bzw. dem damit in Faserverbindung stehenden Ganglion acusticum, das wieder mit den intracraniellen Ganglien des Nervus V und VII enge Berührungen zeigt) ausgehende Anastomose zum Lateralis-Glossopharyngeuskomplex.

2. Ein Vergleich mit den bisher untersuchten Teleostiergehörorganen zeigt deutlich, daß wir bei den Tiefseefischen dieselbe Fülle verschiedener Bautypen vor uns haben, wie sie für dieses fast individuell gestaltete Organ charakteristisch ist.

3. Auffallend ist das vollständige Fehlen einer Lagena bei einigen Vertretern der Stomiatiden und Sternoptychiden, was entweder als ursprünglich anzusehen ist, oder aber eine besondre, typische Anpassung an das Tiefseeleben darstellt, die den Verlust dieses irgendwie funktionierenden Organes zur Folge hatte. Im ersten Falle ist es ein Stehen-

bleiben auf einem primitiven Zustande, der später durch Hinzutreten der Lagena mit ihrem Otolithen eine Weiterbildung erfuhr, im zweiten ist es eine Rückbildung, für die uns bisher verständliche Gründe fehlen.

4. Das wechselvolle Auftreten und Fehlen des Can. utr.-sacc. läßt doch einige Konstanz innerhalb gewisser Gruppen und Familien erkennen, die auch auf den Vergleich zwischen Oberflächenformen und Tiefseevertretern (dort, wo Angehörige beider Faunen untersucht wurden) zu übertragen ist.

5. Die von v. Ihering bzw. des Can. utr.-sacc. gemachten Angaben werden durch diese Untersuchungen und die damit verbundene Zusammenfassung gestützt und erweitert; sie erfordern aber noch weitgehende biologische Studien.

6. Die Mac. negl. tritt bei der Mehrzahl der bisher untersuchten Tiere auf. Vollkommen neu ist der Nachweis von Otolithen oder besser »otolithenartigen Bildungen« auf derselben, der an vier Tieren geführt werden konnte. Im allgemeinen lassen sich trotz mancher Unregelmäßigkeiten auch hier Gleichheiten im Auftreten oder Fehlen dieser Nervenendstelle innerhalb ganzer Gruppen und Familien feststellen, die ebenfalls für den Vergleich von Oberflächenformen und Tiefseevertretern Geltung haben.

7. Die Theorie von Panse über die Funktion der Mac. negl. ist zu verwerfen. Da sie an das Vorhandensein des Can. utr.-sacc. anknüpft, der oft den Tieren zukommt, die keine Mac. negl. zeigen, andrerseits Tieren fehlt, welche eine Mac. negl. ausgebildet haben, ist hier eine Funktion im Sinne von Panse von vornherein ausgeschlossen. Noch deutlicher zeigt das ein Vergleich mit den von v. Ihering ausgesprochenen Beobachtungstatsachen, die durch die vorliegende Untersuchung erweitert und wesentlich gestützt worden sind. Es ergeben sich dann die schärfsten Widersprüche, die fast zu einer Umkehrung der von v. Ihering und mir gemachten Angaben führen, was sich mit dem wahren Sachverhalt nicht vereinbaren läßt.

8. Das letzthin von Wenig mit dem Duct. end. der Haie als identisch angesprochene Gebilde der Teleostier, das die alten Anatomen bei den Knochenfischen mit demselben Namen bezeichnet haben, kommt nach diesen Untersuchungen auch der Mehrzahl der Tiefseeteleostier zu. Daß es trotzdem bei einigen Vertretern nicht beobachtet wurde, ist wohl nur auf nicht genügende Konservierung und damit im Zusammenhange stehende Folgeerscheinungen in der Weiterbehandlung zurückzuführen.

9. Für die Systematik der Fische zeigen die vorliegenden Untersuchungen klar die vollkommene Bedeutungslosigkeit der Gehörorgane, da sogar innerhalb der Familien, von denen mehrere Vertreter untersucht sind, das Auftreten oder Fehlen ganzer Organteile (man denke an die Lagena, den Can. utriculo-saccularis, die Macula neglecta) völlig regellos ist, und weil vor allem die sonstigen anatomischen Charaktere viel sicherere Grundlagen als dieses stark individuell gestaltete Organsystem darbieten.

10. Auch biologisch lassen sich keine Schlüsse aus dem Organ ziehen. Es zeigt sich nämlich, daß das Leben in der Tiefsee auf die Ausbildung der Organe ohne entscheidenden Einfluß gewesen ist, wie man mit Bestimmtheit hätte vermuten sollen, wenn man sich einmal die ganz andersartig gestalteten Verhältnisse und Lebensbedingungen vergegenwärtigt. Höchstens könnte man insofern eine gewisse Differenzierung innerhalb der untersuchten Organe konstatieren, als anscheinend die benthonisch lebenden Formen (*Halicmetus*, *Macrurus*, *Bregmaceros*) einen gewaltig entwickelten Sacculus aufweisen, während die pelagischen Tiere im allgemeinen durch die riesige Entfaltung des Utricularapparates bei gleichzeitig zurücktretendem Sacculus charakterisiert sind. Allerdings gibt es hierbei auch Übergangsformen, wie sie etwa in *Melamphaes*, *Microstoma*, *Dactylostomias* und *Evermanella* vor uns stehen. Im übrigen aber folgen die Gehörorgane in ihrem Bau und ihrer Form rein ihrer systematischen Stellung im Rahmen der gesamten Wirbeltierreihe, d. h. sie lassen sich mühelos dem angliedern, was wir bisher von den Gehörorganen der Teleostier überhaupt wissen. Etwa in dem Fehlen der Lagena bei Stomiatiden und Sternoptychiden, oder in dem »otolithenartigen« Gebilde auf der Mac. negl. bei Salmoniden, *Myctophum* und *Melamphaes* einen Einfluß des Lebens in der Tiefsee erblicken zu wollen, halte ich mich doch nicht für berechtigt, weil 1. diese Befunde keine Konstanten innerhalb ihrer Familien darstellen und 2., weil nicht einzusehen ist, warum andre Tiere, die doch die gleichen Bedingungen mit jenen gemein haben, durchaus normalen Bau erkennen lassen.

11. Man erkennt heute allgemein die Tatsache an, daß sich die dem Hören dienende Cochlea der höheren Vertebraten aus der Lagena der Fische heraus entwickelt hat. Es ist nun offenbar, daß die vorliegenden Untersuchungen die Deutung der Lagena hinsichtlich der Möglichkeit einer Hörfunktion indirekt widerlegen, da die Lagena ja bei den meisten Tiefseefischen vorkommt. Für diese muß aber ein Hören in unserm Sinne von vornherein abgelehnt werden.

12. Man hätte vielleicht erwarten dürfen, daß sich für die Lokomotion der Fische in ihrer mannigfachen Verschiedenheit ein Zusammenhang mit der Ausbildung der statischen Apparate hätte mögen auffinden lassen — ich erinnere dabei nur an die schlängelnden Bewegungen der Lophobranchier und im Gegensatz dazu an die schnell dahinschießenden Oberflächenformen oder die trägen Grundbewohner — allein auch hier lassen sich mit Sicherheit keine Beziehungen nachweisen. Um nur ein Beispiel herauszugreifen, bieten Pleuronectiden und Gadiden trotz ihres völlig verschiedenen Schwimmens vor allem im Hinblick auf das Fehlen eines Canalis utriculo-saccularis und einer Macula neglecta durchaus gleiche Verhältnisse dar.

Tabellarische Übersicht aller bisher untersuchten Teleostier.

Zugrunde gelegt ist die Systematik von Goodrich, an deren Hand eine Zusammenstellung derart vorgenommen wird, daß die ersten Spalten einen Einblick in das Verhalten von Can. utr.-sacc. und Mac. negl. gewähren sollen. Die dritte Spalte gibt Auskunft über den Aufenthaltsort des Tieres und daran schließen sich noch zwei Rubriken, deren erste den betreffenden Autor enthält, während die zweite vergleichend-systematische Bemerkungen aufnehmen soll.

Abkürzungen:

+ = vorhanden, — = fehlend, M = Meer, S = Süßwasser, B = Boulenger, Br = Brauer, Abb. = Abbildung, Retz. = Retzius, Canestr. = Canestrini, Taf. = Tafani, Verf. = Verfasser, Nusb. Sid. = Nusbaum und Sidoriak.

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
3. Ordnung: Teleostei					B: 4. Ordn. Teleostei Br: C. Teleostei
Division A					
Division B					
Gruppe A: Unt.-Ordn. Cypriniformes (Ostariophysi)					B: 2. Unt.-Ordn.: Ostariophysi
Tribus A: Characinoidei					
1. Fam. Characinidae					B: 1. Fam. Characinidae
Macrodon trahira Bl. Schn.	+	—?	S	v. Ihering Abb.	B: A. Erythrininae
Salminus maxillosus Cuv. Val.	+	?	S	v. Ihering	B: B. Hydrocyoninae
Tetragonopterus rutilus Jen.	+	?	S	»	» » »
Tetragonopterus maculatus L.	+	?	S	»	» » »

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
Xiphorhamphus hepsetus Jen.	+	?	S	v. Ihering	B: B. Hydrocyoninae
Leporinus obtusidens Val.	+	?	S	»	» F. Anostominae
Anostomus Kneri Steind.	+	?	S	»	» » »
Prochilodus lineatus Val.	+	?	S	»	» I. Citharininae
2. Fam. Cyprinidae					B: 3. Fam. Cyprinidae
2. Unt.-Fam. Cyprininae					2. Cyprininae
Cyprinus carpio	+	+	S	Retz. Kuhn Canestr.: + pro Can. u.-s.	
Abramis brama L.	+	+	S	Retz.	
Cyprinus Idus L.	+	+	S	»	
Chondrostoma nasus	+	+	S	Kuhn	
Cyprinus auratus	+	+	S	Taf.	
Cyprinus reina	+	+	S	»	
Tinca italica	+	+	S	»	
Barbus fluviatilis			S	» Angaben fehlen.	
3. Unt.-Fam. Cobitidinae					B: 3. Cobitidinae
Cobitis fossilis	+	—	S	Nusb. Sid.	
3. Fam. Gymnotidae					B: 2. Fam. Gymnotidae
Carapus fasciatus Pall.	+?	?	S	v. Ihering	
Tribus B: Siluroidei					
1. Fam. Siluridae					B: 4. Fam. Siluridae
3. Unt.-Fam. Silurinae					2. Silurinae
Silurus glanis L.	+	+	S	Retz.	
Hypophthalmus	+	+	S	Wright	7. Hypophthalmina
4. Unt.-Fam. Bagrinae					3. Bagrinae
Amiurus catus Lesueur	+	+	S	»	
Amiurus nebulosus Lesueur	+	+	S	»	
Arius Commersonii Lac.	+	?	S	v. Ihering Abb.	
Pimelodus sapro Val.	+	?	S	»	
Pimelodus maculatus Lac.	+	?	S	»	
6. Unt.-Fam. Malapterurinae					5. Malapterurinae
Malapterurus electricus Lac.	+	+	S	Retz.	
3. Fam. Loricariidae					5. Fam. Loricariidae
2. Unt.-Fam. Loricariinae					2. Loricariinae
Loricaria anus Val.	+	?	S	v. Ihering	
Plecostomus Commers. Lac.	—	?	S	»	
Chaetostomus cirrhosus Val.	?	?	S	» der hier einmal +, das andre Mal — für Can. u.-s. angibt.	
Otocinclus	—	?	S	v. Ihering	

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
ruppe B.					
1. Unt.-Gruppe.					
nt.-Ordn. Clupeiformes (Isospondyli, Malacopterygii)					Br: } 1. Unt.-Ordn. Mala- B: } copterygii
. Fam. Mormyridae					B: 7. Fam. Mormyridae
Mormyrus oxyrhynchus	—	?	S	L. Fischer	1. Mormyrinae
). Fam. Clupeidae					B: 16. Fam. Clupeidae
3. Unt.-Fam. Clupeinae					B: 3. Clupeinae
Clupea harengus L.	(+)	+	M	Retz.: (+) nur angedeutet.	
» »	+		M	Ridewood: Can. u.-s. durch Injektion erwiesen. Nerven nicht untersucht.	
» *pilchardus* Walb.	+		M		
» *alosa* L.	+		M		
» *finta* Cuv.	+		M		
. Fam. Salmonidae					B: 17. Fam. Salmonidae Br: 1. » »
Salmo salar L.	+	+	MS	Retz.	
Coregonus oxyrhynchus L.	(+)	+	MS	Retz.: ad (+) cf. *Clup. har.*	
Microstoma microstoma R.	+	+	M	Verf.	
Argentina sphyraena L.	+	+	M	»	
. Fam. Stomiatidae					B: 19. Fam. Stomiatidae Br: 4. » »
1. Unt.-Fam. Chauliodontinae					B: 1. Chauliodontinae
Chauliodus Sloanei Bl. Sch.	+	+	M	»	
2. Unt.-Fam. Gonostomatinae					» 2. Gonostomatinae } Br: 5. Fam. Sternoptychidae
Gonostoma denudatum Raf.	—	+	M	»	
3. Unt.-Fam. Sternoptychinae					» 3. Sternoptychinae } Br: 5. Fam. Sternoptychidae
Argyropelecus hemigymn. C.	+	—	M	»	
Sternoptyx diaphana Herm.	+	—	M	»	
Vinciguerria lucetia Garm.	+	+	M	»	
Cyclothone signata Garm.	—	—	M	Verf. u. Gierse, der bei *C. accl.* einmal eine *Mac. negl.* fand. Auch ist bei ihm der Can. u.-s. scheinbar konstant.	
» *livida* A. Br.	—	—	M		
» *microdon* Gthr.	—	—	M		
» *acclinidens* Garm.	—	—	M		
4. Unt.-Fam. Stomiatinae					B: 4. Stomiatinae } + *Chaul. Sloanei.* = 4. Fam. Stomiatidae (nach Brauer)
Stomias colubrinus	+	—	M	Verf.	
» *boa*	+	+	M	»	
Dactylostomias ater A. Br.	—	+	M	»	
Idiacanthus fasciola Pet.	+	+	M	»	
Malacosteus indicus Gthr.	+	+	M	»	
Stylophthalmus paradoxus A. Br.	+	—	M	»	

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
2. Unt.-Gruppe.					
1. Reihe					
1. Unt.-Ordn.: Esociformes (Haplomi)					B: 5. U.-O. Haplomi Br: 3. » »
Trib. 2.					
Unt.-Trib. A.					
2. Fam. Esocidae					B: 4. Fam. Esocidae
Esox lucius L.	+	+	S	Retz., Kuhn, Taf., Canestr.: idem pro Can. u.-s.	
Unt.-Trib. B.					
1. Fam. Scopelidae					B: 6. Fam. Scopelidae Br: 1. » »
Evermanella indica A. Br.	—	+	M	Verf.	
Dissoma anale A. Br.	—	+	M	»	
Myctophum (*Myct.*) *laternat.* Garm.	—	+	M	»	
Myctophum (*Myct.*) *Benoiti Reinhardti* (Lütk.) A. Br.	—	+	M	»	
Myctophum (*Myct.*) *Valdiviae* A. Br.	—	+	M	»	
Myctophum (*Diaphus*) *lacerta* (Goode u. Bean)	—	+	M	»	
Chlorophthalmus Agassizii Bonaparte G. u. B.	+	+	M	»	
Unt.-Trib. C.					
3. Fam. Cyprinodontidae					B: 11. Fam. Cyprinodontidae
Gruppe A: Carnivorae					
Fundulus heteroclitus	+	+	M	Mullenix	
Jenynsia lineata Jen.	+	?	S	v. Ihering	
Gruppe B: Limnophagae					
Girardinus caudimaculatus Hens.	+	?	S	»	
Xiphophorus helleri	+	—	S	Verf.	
Pseudoxiphophorus bimaculatus	+	—	S	»	
Unt.-Trib. D.					
Fam. Scombresocidae					B: 8. U.-Ordn. Perceso[...] 1. Fam. Scombreso[...]dae
1. Unt.-Fam. Beloninae					
Belone vulgaris	—	+	M	Retz.	
» *acus*	—	+	M	Taf.	

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
2. Unt.-Fam. Exocoetinae					
Exocoetus volitans L.	—	+	M	Retz., Tschernoff	
» *rondeletti*	—	+	M	Tschernoff	
2. Reihe:					
2. Unt.-Ordn. Anguilliformes (Apodes)					B: 4. U.-Ordn. Apodes Br: 2. » »
2. Division: Neencheli					
Gruppe A: Enchelicephali					
1. Fam. Anguillidae					B: } 1. Fam. Anguillidae Br: }
Anguilla vulgaris	+	+	SM	Retz., Taf., Canestr. pro Can. u.-s.	
Conger vulgaris	+	+	M	Taf.	
2. Fam. Nemichthyidae					B: } 2. Fam. Nemichth. Br: }
Labichthys elongatus	—	+	M	Verf.	
Serrivomer	+	+	M	»	
Gruppe B: Colocephali					
Fam. Muraenidae					B: 5. Fam. Muraenidae
Muraena anguilla	+	+	M	Kuhn	
» *helena*	+	+	M	Taf.	
. Reihe:					
3. Unt.-Ordn. Symbranchiformes					B: 3. U.-Ordn. Symbranchii
1. Fam. Symbranchidae					1. Fam. Symbranchidae
Symbranchus marmoratus Bl.	+ ?	?	S	v. Ihering Angabe ungenau.	
Reihe:					
4. Unt.-Ordn.: Gasterosteiformes (Catosteomi, Hemibranchii, Lophobranchii)					B: 7. U.-Ordn. Catosteomi
Trib. 1: Gasterosteoidei (Hemibranchii z. T.)					
. Fam. Gasterosteidae					B: 3. Fam. Gasterosteidae
Gasterosteus spinachia L.	+	+	M	Retz.	
Trib. 3: Lophobranchii Unt.-Trib. B.					
. Fam. Syngnathidae					B: 10. Fam. Syngnathidae
Siphonostoma typhle Kp.	+	—	M	»	

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
2. Fam. Hippocampidae					
Hippocampus brevirostris Leach	+	—	M	Retz.	
5. Reihe:					
5. Unt.-Ordn.: Notacanthiformes (Heteromi)					B: 6. U.-O. Heteromi Br: 4. » »
6. Reihe:					
6. Unt.-Ordn.: Mugiliformes (Percesoces)					B: 8. U.-O. Percesoces Br: 5. » »
Tribus 1:					
Unt.-Trib. C.					
Fam. Mugilidae					B: 4. Fam. Mugilidae
Mugil chelo			M	Taf. ohne alle Angaben.	
7. Unt.-Ordn.: Acanthopterygii					B: 10. U.-O. } Acanthop. Br: 7. » }
2. Division					B: 1. Div. Perciformes
1. Unt.-Div.					
1. Trib.: Beryciformes					
1. Fam. Berycidae					B: } 1. Fam. Berycidae Br: }
Melamphaes megalops (Lütk.)	—	+	M	Verf.	
2. Unt.-Div.					
1. Trib.: Perciformes					
Unt.-Trib.: A I.					
1. Fam. Sparidae					B: 24. Fam. Sparidae
Pagellus centrodontus C. V.	—	+	M	Retz.	
Dentex vulgaris	—	+	M	Taf.	
Box salpa	—	+	M	»	
Oblata melanura	—	+	M	»	
2. Fam. Mullidae					B: 25. Fam. Mullidae
Mullus barbatus L.	—	+	M	Retz.	
» *surmuletus*	—	+	M	Taf.	
4. Fam.: Sciaenidae					B: 17. Fam. der 1. Div. Perciformes der 10. U. Ordn. Acanthop.
Umbrina cirrhosa	+	?	M	Canestr. Angaben über Nerven fehlen.	
Unt.-Trib. B: Chaetodontiformes					
Div. A: Squammipennes					
Div. B: Plectognathi					B: 13. U.-O. Plectognath
Unt.-Div. A.					
Unter.-Div. B.					
1. Zweig: Sclerodermi					B: 1. Div. Sclerodermi

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
1. Reihe:					
2. Reihe: (Ostracodermi)					
Fam.: Ostraciontidae					B: 4. Fam. Ostraciontidae
Ostracion cornutus L.	+	—	M	RETZ.	
2. Zweig: Triodontes					
3. Zweig: Gymnodontes					B: 2. Div. Gymnodontes
A. 1. Fam.: Tetrodontidae					1. Fam. Tetrodontidae
Tetrodon mappa Less.	+	—	M	»	
B. Fam.: Molidae					3. Fam. Molidae
Orthagoriscus mola	+	—	M	THOMPSON (MEEK)	
Unt.-Trib. C.					
2. Fam. Percidae					B: 9. Fam. Percidae (1. Div. Perciformes d. 10. U.-O. Acanthop.)
Perca fluviatilis L.	—	+	S	RETZ. + pro Can. u.-s.: HASSE, KUHN.	
Lucioperca sandra Cuv.	—	+	S	RETZ.	
Labrax lupus	—	+	M	TAF.	
U.-Trib. D: (Pharyngognathi)					
1.) 2. Fam. Cichlidae					B: 34. Fam. Cichlidae (1. Div. Perciformes d. 10. U.-O. Acanthop.)
Geophagus brasiliensis Qu. u. G.	+	?	S	v. IHERING	
Acara faceta Jen.	+	?	S	»	
Crenicichla lepidotus Heck	+	?	S	»	
3.) 1. Fam. Labridae					B: 36. Fam. Labridae (cf. dazu unter Cichlidae)
Labrus mixtus L.	—	+	M	RETZ.	
Labrus turdus	—	+	M	TAF.	
2. Trib.: Gobiiformes					B: 5. Div. Gobiiformes (10. U.-O. Acanthop.)
Fam.: Gobiidae					B: Fam. Gobiidae BR: 8. Fam. der 7. U.-Ordn. Acanthop.
Gobius niger L.	—	—	M	RETZ.	
4. Trib.: Scorpaeniformes (Scleroparei)					B: 7. Div. der 10. U.-O. Acanthop.
Unt.-Trib. A.					
A 2. Fam. Triglidae					B: 10. Fam. BR. 13. Fam. der 7. U.-Ordn. Acanthop.
Trigla gunardus L.	—	+	M	RETZ.	

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
Unt.-Trib. B.					B: 6. Fam. der 7. Div. der 10. U.-O.
2. Fam. Cyclopteridae					
Cyclopterus lumpus L.	—	+	M	Retz.	Br: 11. Fam. d. 7. U.-O.
5. Trib.: Blenniiformes (Jugulares u. Pediculati)					B: 8. Div. d. 10. U.-O. Acanthop. (Jugulares); 12. U.-O. Pediculati. Br: Jugulares = 14. bis 21. Fam. d. 7. U.-O.; Pediculati = 8. U.-O.
U.-Trib. A. 1. Fam. Trachinidae					B: 1. Fam. der 8. Div. Jugulares
Trachinus draco L.	—	+	M	Retz.	
Unt.-Trib. B.					B: 7. Fam. der 8. Div Jugulares
1. Fam.: Callionymidae					Br: 18. Fam. d. 7. U.-O
Callionymus lyra L.	—	—	M	»	
Unt.-Trib. C.					
1. Fam.: Blenniidae					B: 9. Fam. der 8. Div Jugulares Br: 17. Fam. d. 7. U.-O
Anarrhichas lupus L.	—	+	M	» Koken teilte v. Ihering + pro Can. utr.-sacc. mit.	
3. Fam.: Zoarcidae					B: 12. Fam. der 8. Div Jugulares Br: 19. Fam. d. 7. U.-O
(Fam. Giganturidae)					fehlt bei B. u. Goodrich überhaupt; Br: 21. Fam. d. 7. U.-O
Gigantura Chuni A. Br.	—	+	M	Verf.	
Unt.-Trib. D.					
1. Div.: Batrachi					B: 12. U.-O. Pediculat
2. Div.: Pediculati					Br: 8. » »
1. Fam.: Lophiidae					B. u. Br: 1. Fam. Lophiidae
Lophius piscatorius L.	—	—	M	Retz.	
2. Fam.: Ceratiidae					B. u. Br: 2. Fam. Ceratiidae
Dolopichthys	—	—	M	Verf.	
Aceratias macrorhinus A. Br	—	—	M	»	Br: gehört zur 4. Fam »Aceratiidae«

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
.) Fam. Malthidae					B: 5. Fam. d. 12. U.-O. Pediculati Br: 6. Fam. d. 8. U.-O. Pediculati
Halicmetus ruber	—	—	M	Verf.	
6. Trib.: Scombriformes					B: = 2. Div. d. 10. U.-O. Acanthop.
.) 1. Fam.: Carangidae					B: = 1. Fam. der obigen.
Photoblepharon palpebratus	—	+	M	»	
.) 1. Fam.: Scombridae					B: 3. Fam. der 2. Div. Scombriformes der 10. U.-O.
Scomber scomber L.	—	+	M	Retz.	
Thynnus vulgaris	+	?	M	Canestr. Abb. Nerven nicht untersucht. Ob das + Zeichen berechtigt, ist trotzdem zweifelhaft.	
. Unt.-Div.: Zeorhombiformes					B: 3. Div. d. 10. U.-O. Acanthop. Zeorhombi.
Zweig A:					
am.: Zeidae (Cyttidae)					B: 1. Fam. der Zeorhombi. Br: 6. Fam. d. 7. U.-O. Acanthop.
Zeus faber L.	—	—	M	Retz. Canestr. gibt ebenfalls + pro Can. utr.-sacc. an.	
Zweig B:					
Fam. Pleuronectidae					B: 3. Fam. d. Zeorhombi Br: 7. Fam. d. 7. U.-O. Acanthop.
Pleuronectes flesus L.	—	—	M	Retz.	
Solea vulgaris Quensel	—	—	M	» u. Taf.	
» » »	—	+	M	Kuhn	
Rhombus maximus	—	—	M	Retz.	
» *laevis*	—	—	M	Taf.	
7 Reihe:					
. Unt.-Ordn.: Gadiformes (Anacanthini)					B: 9. U.-O. Anacanthini Br: 6. » »
. Div.: Fam. Macruridae					B: / Br: = 1. Fam. d. betreffenden U.-O.
Macrurus (*Mystaconurus*) *cavernosus*	—	—	M	Verf.	

Name und Stellung des Tieres.	Can. utr.-sacc.	Mac. negl.	Aufenthaltsort.	Autor und event. besondere Befunde.	Vergleichend-systematische Bemerkungen.
2. Div.:					
1. Fam.: Gadidae					B: Br: } = 2. Fam. d. be- treffenden U.-(
Molva vulgaris	–	–	M	Retz.	
Gadus morrhua L.	—	—	M	» Kuhn das gleiche pro *Mac. negl.*	
Raniceps raninus O. F. Müll.	–	–	M	Retz.	
Merlucius esculentus Riss.	–	—	M	P. de Vescovi Abb. Taf.; Canestr. gibt + pro C. u.-s. an.	
Bregmaceros macclelandi Thomps.	–	—	M	Verf.	

Leipzig, im September 1913.

Literaturverzeichnis.

1901. G. Alexander, Das Labyrinthpigment des Menschen und der höheren Säugetiere nebst Bemerkungen über den feineren Bau des perilymphatischen Gewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVIII.

1892. H. Ayers, Vertebrate Cephalogenesis. 2. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Ear, with a Reconsideration of its Functions. Journ. of Morph. Vol. VI.

1909. G. G. Bassoli, Otoliti fossili di Pesci. Atti Soc. Natural. Modena (4). Vol. XI.

1891. James M. Beattie, On the Anatomy of the Red Cod (Lotella Bacchus). Trans. New Zealand Inst. Vol. XXIII. (6). Nicht erreichbar.

1898. Th. Beer, Vergleichend physiologische Studien zur Statocystenfunktion. I. Über den angeblichen Gehörsinn und das angebliche Gehörorgan der Crustaceen. Pflügers Arch. Bd. LXXIII. Hft. 1.

1883. G. Born, Die Plattenmodelliermethode. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.

1888. — Noch einmal die Plattenmodelliermethode. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. V.

1908. Böhm und Oppel, Taschenbuch der mikroskop. Technik. 6. Auflage. München u. Berlin.

1906 und 1908. A. Brauer, Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefseeexpedition auf dem Dampfer »Valdivia« 1898—1899. Jena. Bd. XV. Die Tiefseefische. I. Systematischer Teil 1906. II. Anatomischer Teil 1908.

1902. O. de Buen, El Chauliodus Sloanei. Bol. Soc. Españ. Hist. Nat. T. II. Nr. 2. Febr. Nicht erreichbar.

1907. J. S. BUDGETT, On the structure of the Larval Polypterus. The BUDGETT memorial Volume, edited by J. GRAHAM KERR, Cambridge 1907.

1882. RIC. CANESTRINI e L. PARMIGIANI, Gli Otoliti dei Pesci (Studio). Atti della Società Veneto-Trentina di Scienze naturali. Vol. VIII. fasc. 2.

1884. R. CANESTRINI, Osservazioni sull'apparato uditivo di alcuni Pesci. Ibidem Vol. IX. fasc. 2.

1882. J. M. CHATIN, Contribution à l'étude anatomique de la Lagena chez les Vertébrés anallantoidiens. Bull. Soc. Philom. Paris (7). T. VI. 1882. Nr. 3.

1903. C. CHUN, Aus den Tiefen des Weltmeeres. Schilderungen von der deutschen Tiefseeexpedition. 2. Aufl. Jena 1903.

1884. Contributions to the Anatomy of Amiurus by R. RAMSAY WRIGHT, J. P. MC. MURRICH, A. B. MACALLUM, T. MC. KENZIE. Proc. of Canad. Institut Toronto N. S. Vol. II. Nr. 3.

1867. O. G. COSTA, Degli otoliti in genere ed iconografia di quelli proprî de' pesci viventi nel Mediterraneo, ecc. Atti della R. Accad. delle Scienze Fis. e Mat., Napoli 1867. Vol. VIII. Nr. 15.

1904. L. DOLLO, Poissons. Résultats du Voyage S. Y. Belgica Z. Anvers. 1904.

1854. L. FISCHER, Über das Gehörorgan der Fischgattung Mormyrus. Inauguraldiss. der mediz. Facultät zu Freiburg i. Breisgau.

1901. CARLOS FRYD, Die Otolithen der Fische in bezug auf ihre Bedeutung für Systematik und Altersbestimmung. Kieler Dissert. Altona 1901.

1904. A. GIERSE, Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinidens. Morph. Jahrbuch. V. 32.

1908. TH. GILL, Angler Fishes: their Kinds and ways. Rep. SMITHSON. Inst. Washington f. 1908. 1909.

1909. EDW. S. GOODRICH, A Treatise on Zoology edited by Sir RAY LANKESTER Part. IX. Vertebrata Craniata. (First Fascicle: Cyclostomes and Fishes). London, Adam and Charles Black, 1909.

1886. A. GÜNTHER, Handbuch der Ichthyologie. Übersetzt von Dr. GUSTAV VON HAYEK. Wien 1886.

1911. O. HAEMPEL, Zur Frage des Hörvermögens der Fische. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrobiograph. Bd. IV. 1911.

1901. K. HANDRICK, Zur Kenntnis des Nervensystems u. der Leuchtorgane von Argyropelecus hemigymnus. Zoologica, herausgeg. von C. CHUN. Bd. XIII. Hft. 32. Stuttgart.

1903. H. SP. HARRISON, The Homology of the Lagena throughout Vertebrates. Anat. Anz. Bd. XXIII.

1872. C. HASSE, Das Gehörorgan der Fische. Anatomische Studien, herausgeg. von Dr. C. HASSE. 3. Heft. Leipzig 1872.

1873. — Die vergleichende Morphologie u. Histologie des häutigen Gehörorganes der Wirbeltiere. Suppl. zu den anat. Studien, herausgeg. von Dr. C. HASSE. Leipzig 1873.

1912. HILZHEIMER und HAEMPEL, Handbuch der Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.

1891. H. v. IHERING, Über die zool. system. Bedeutung der Gehörorgane der Teleostier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII.

1908. F. Immermann, Beiträge zur Altersbestimmung der Fische. II. Die innere Struktur der Schollenotolithen. Wiss. Meeresuntersuchungen. Abt. Helgoland. N. F. Bd. VIII.

1902. J. T. Jenkins, Altersbestimmung durch Otolithen bei den Clupeiden. Wiss. Meeresuntersuchungen. Abt. Kiel. N. F. Bd. VI.

1899. F. Keibel, Über die Entwicklung des Labyrinthanhanges (Rec. labyrinthici oder Duct. endolymph.). Anat. Anz. Bd. XVI. Nr. 19.

1912. J. Graham Kerr, The Development of Lepidosiren paradoxa. Part. II. Quart. Journ. of Microscop. Sci. 1902. Vol. XLV. (New Series.) p. 5.

1884. E. Koken, Über Fischotolithen. Zeitschr. d. deutsch. geolog. Gesellschaft. 1884.

1888. — Neue Untersuchungen an tertiären Fischotolithen. Ibidem. Jahrg. 1888.

1907. W. Kolmer, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues des Gehörorganes mit besonderer Berücksichtigung der Haussäugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.

1901. Rud. Krause, Die Entwicklung des Aquaeductus vestibularis s. Ductus endolymphaticus. Anat. Anz. Bd. XIX.

1902. — Entwicklungsgeschichte des Gehörorganes. Handbuch Entw. Wirbeltiere, Hertwig. Jena II. 2.

1877. A. Kuhn, Untersuchungen über das häutige Labyrinth der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV.

1906. Herm. Nic. Maier, Beiträge zur Altersbestimmung der Fische. I. Allgemeines. Die Altersbestimmung nach den Otolithen bei Scholle und Kabeljau. Wiss. Meeresuntersuchungen, Abt. Helgoland. N. F. Bd. VIII.

1904. Alex. Meek, Notes on the Auditory Organ and the Orbit of Orthagoriscus mola. Anat. Anz. Bd. XXV.

1909. R. C. Mullenix, The peripheral terminations of the eighth cranial nerve in Vertebrates, especially in Fishes. (Contrib. zool. Lab. Mus. comp. Zool. Harvard College Nr. 203). Bull. Mus. comp. Zool. Vol. LIII.

1899. Nusbaum u. Sidoriak, Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei dem Schlammbeißer (Cobitis fossilis). Anat. Anz. 16. Jahrg.

1899. Rud. Panse, Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gleichgewichts- und Gehörorganes. Klin. Vorträge Otol. und Pharyngo-Rhin. Bd. III.

1882. T. Jeffery Parker, On the connection of the Air-bladder and the Auditory Organ in the Red Cod (Lotella Bacchus). Transact. New Zealand Instit. Vol. XV. 1882. (May, 1883.) (Nicht erreichbar.)

1904. Jacques Pellegrin, Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxinomique des Poissons de la famille des Cichlidés. Mém. Soc. Z. France. T. XVI.

1872. G. Retzius, Studien über den Bau des Gehörlabyrinthes. Erste Abteilung: Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Anatom. Untersuchungen. 1. Lieferung. Stockholm. Klemmings Antiquariat 1872 (im März).

1880. — Zur Kenntnis des Gehörorganes der Wirbeltiere. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1880. 2. u. 3. Heft.

1881. G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Morphologisch-histologische Studien. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm 1881.

1892. W. G. Ridewood, Airbladder and Ear of British Clupeoid Fishes. Journ. of Anat. and Physiol. (Humphrey, Turner). Vol. XXVI. P. 1.

1906. Thomas Scott, Observations on the Otoliths of some Teleostean Fishes. 24th Ann. Rep. Fish Board Scotland. Pt. 3.

1910a. C. E. Shepherd, The "Asteriscus" in Fishes. Zoologist (4). Vol. XIV.

1910b. — Comparisons of Otoliths found in Fishes. Ibidem.

1849. H. Stannius, Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock 1849.

1856. — Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2 Bde. 2. Auflage. Berlin 1854—56.

1907. O. Steche, Über leuchtende Oberflächenfische aus dem malayischen Archipel. Verh. D. Zool. Gesellschaft.

1909. — Die Leuchtorgane von Anomalops katoptron und Photoblepharon palpebratus, zwei Oberflächenfischen aus dem Malaiischen Archipel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII.

1901. Fel. Supino, Ricerche sul cranio dei Teleostei. I. Scopelus, Chauliodus, Argyropelecus. Ric. Labor. Anat. norm. Roma. Vol. VIII. fasc. 3, 4. (Nicht erreichbar.)

1886. H. Strasser, Über das Studium der Schnittserien und über die Hilfsmittel, welche die Rekonstruktion der zerlegten Form erleichtern. Zeitschrift f. wiss. Mikr. Bd. III.

1887. — Über die Methoden der plastischen Rekonstruktion. Ibidem. Bd. IV.

1885. Alessandro Tafani, L'organo dell'udito. Nuove indagini anatomiche comparate. Arch. Scuola. Anat. patolog. Firenze. Vol. III. 1885.

1904. The Cambridge Natural History. Fishes. (Systematic Account of Teleostei.) By G. A. Boulenger, F. R. S., of the British Museum (Natural History). London first edition 1904; reprinted 1910.

1889. W. d'Arcy Thompson, On the Auditory Labyrinth of Orthagoriscus mola. Stud. Mus. Zool. Dundee. Vol. I. No. 4.

1832. Treviranus, Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. II, I.

1906. Eman. Trojan, Ein Beitrag zur Morphologie des Tiefseefischgehirns. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXX. Nr. 3. Cambridge U. S. A. 1906.

1909. N. D. Tschernoff, Über den Bau des Gehörorgans von Exocoetus. Anat. Anz. Bd. XXXIV.

1909. A. Tysowski, Zur Kenntnis des Gehörorganes u. seiner Beziehungen zur Schwimmblase bei den Clupeiden. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie 1909. (Math.-naturw. Klasse.) Sem. 1.

1890. Pietro de Vescovi, Ricerche anatomo-fisiologiche intorno all'apparato uditivo dei Teleostei. Atti R. Accad. Sc. Torino. Vol. XXVI. Disp. 5.

1905. Wilfred Mark Webb, The Ears of Fishes. Knowledge N. S. Vol. II. (Nicht erreichbar.)

1820. E. H. Weber, De aure et auditu hominis et animalium. Leipzig. Pars. I. De aure animalium aquatilium.

1911. Jaromir Wenig, Die Entwicklung des Ductus endolymphaticus bei den Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. XXXVIII.

1898. R. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

1902. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 5. Aufl. Jena.

1885. R. Ramsay Wright, On the skull and Auditory Organ of the Siluroid Hypophthalmus. Trans. R. Soc. Canada. Sect. IV. 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Verzeichnis der Abkürzungen:

aa, Ampulla anterior;
ae, Ampulla externa;
ap, Ampulla posterior;
ca, Canalis anterior;
ce, Canalis externus;
cp, Canalis posterior;
cus, Canalis utriculo-saccularis;
de, Ductus endolymphaticus;
l, Lagena;
rec, Recessus utriculi;
s, Sacculus;
ss, Sinus superior;
su, Sacculo-utriculus;
u, Utriculus.

Tafel V.

Fig. 1. Gehörorgan von *Chauliodus Sloanei*. *a*) Innenansicht, *b*) Außenansicht. 50 : 1.

Fig. 2. Gehörorgan von *Stomias colubrinus* (Garm.); *a*) Innenansicht, *b*) Außenansicht. 100: 1.

Fig. 3. Gehörorgan von *Stylophthalmus paradoxus* A. Br.; *a*) Innenansicht, *b*) Außenansicht. 100: 1. Der Maßstrich unter 3*a* gibt die Ausdehnung der Mac. ac. sacc.-utr. an.

Fig. 4. Gehörorgan von *Sternoptyx diaphana* (Herm.); *a*) Innenansicht, *b*) Außenansicht. 50: 1.

Fig. 5. Gehörorgan von *Gigantura Chuni* A. Br.; *a*) Innenansicht, *b*) Außenansicht 34: 1.

Tafel VI.

Fig. 6. Gehörorgan von *Macrurus* (*Mystaconurus*) *cavernosus*. *a*) Innenansicht, *b*) Außenansicht. 25: 1.

Fig. 7. Gehörorgan von *Myctophum Benoiti Reinhardti* (Lütk.) A. Br. *a*) Innenansicht, *b*) Außenansicht. 50: 1.

Beitrag zur Kenntnis der Hydromedusen.

Von

Alfred Behner.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 23 Figuren im Text und Tafel VII.

Inhaltsangabe.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist entstanden auf Grund einer Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Carl Chun in Leipzig, dahingehend, die Aufammung der Hydromedusen von den zugehörigen Hydropolypen zum Gegenstand einer Untersuchung zu machen; handelt es sich doch hier um ein Gebiet, dessen Kenntnis noch sehr viele

Lücken aufzuweisen hat, insofern man nur von einem kleinen Teil der bekannten Hydromedusen den betreffenden Ammenpolyp kennt. Da es bei der beabsichtigten Untersuchung darauf ankam, die lebenden Hydroiden zu studieren, war ein direkter Aufenthalt am Meer von vornherein Erfordernis. Als die geeignetste Zeit erschienen mir die Frühjahrsmonate, da während dieser Zeit die meisten Polypenformen in geschlechtlicher Fortpflanzung begriffen sind, und so begab ich mich von April—Juni 1912 an die Zoologische Station zu Neapel.

Meine Hauptätigkeit in Neapel bestand darin, unter dem von den Fischern der Station täglich erbeuteten Hydropolypenmaterial, das sich auf Tangen, Molluskenschalen, Wurmröhren, Ascidien u. dgl. angesiedelt hatte, nach neuen oder weniger bekannten Arten zu suchen, durch Zucht im Aquarium die Aufammung der Medusen zu verfolgen, und endlich, soweit dies nötig erschien, Zeichnungen nach dem lebenden Objekte anzufertigen.

Feinere histologische Untersuchungen führte ich nach meiner Rückkehr aus Neapel im Leipziger Zoologischen Institut an konserviertem Material aus. Über die angewandten Konservierungsmethoden bemerke ich folgendes: Das Abtöten der Tiere ist meist dadurch geschehen, daß die gut ausgestreckten Kolonien oder Medusen mit einem heißen Gemisch von konzentrierter Sublimatlösung und einigen Tropfen Eisessig übergossen wurden. Dem Abtöten ging meist eine Betäubung mit Cocaïn oder Chloralhydrat voraus. Die Tiere verblieben solange im Sublimat, bis sich die vollendete Fixierung des Protoplasmas durch Weißfärbung anzeigte. Dies war, da es sich um kleine Objekte handelte, nach wenigen Minuten geschehen. Durch Wässern wurde sodann das Sublimat so weit als möglich wieder entfernt, und es erfolgte hierauf, meist durch Diffusion, vorsichtiges Überführen in 90%igen Alkohol. Vorher, wenn sich die Objekte noch im 70%igen Alkohol befanden, waren durch Zusatz von etwas Jod die letzten Spuren des Sublimates entfernt worden. Die Konservierung mittels Sublimat-Eisessig, die wohl jetzt allgemein für Hydropolypen angewendet wird, erwies sich als ausgezeichnet, hauptsächlich aber nur für Polypen, Blastostyle und Geschlechtsknospen. Bei den mit Sublimat fixierten Medusen jedoch trat meist während der Überführung in Alkohol wegen der ungenügenden Härtung eine enorme Schrumpfung der Gallerte ein. Bessere Dienste zur Konservierung der Medusen leistete mir Flemmings Gemisch, mit dem die Tiere im Überschuß ebenfalls einfach übergossen wurden. Nach erfolgtem Wässern wurde auch hier durch Diffusion Überführung in Alkohol bewirkt. In manchen Fällen jedoch habe ich

nur durch folgendes einfaches Mittel ausgezeichnete Präparate — in bezug auf Erhaltung der äußeren Form — erhalten können: Ich übergoß einfach die Medusen mit 40%igem Formol. Es erfolgte sofortiges Wässern und Überführen in 4%iges Formol, das als Konservierungsflüssigkeit diente. Durch die ausgezeichnete härtende Wirkung des Formols wurde bisweilen fast jede Schrumpfung vermieden. Zur Anfertigung von Schnittpräparaten bettete ich in 60er Paraffin ein. Für solche Objekte, die eine Orientierung erforderten, leistete mir das Einbetten in Nelkenöl-Kollodium gute Dienste. Die Schnitte wurden meist in einer Stärke von 3—6 μ angefertigt. Das Färben geschah fast ausschließlich mit HEIDENHAINschem Eisenhämatoxylin, das sich für Hydroiden als ausgezeichnet erwies. Nachfärbung erfolgte mit Orange-G oder auch Methylgrün. Die Figuren wurden mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen.

Drei Formen sind es, die im Folgenden zur Behandlung kommen werden: *Campanularia compressa*, *Stylactis Pruvoti*, *Cladocoryne floccosa*. Für *Campanularia compressa* ist es mir gelungen, die noch nicht bekannte freie Meduse nachzuweisen. *Stylactis Pruvoti* ist bisher nur einmal beschrieben von MOTZ-KOSSOWSKA. Die freien Medusen dieser Art gelangten jedoch nicht zur Beobachtung, auch bedarf die von MOTZ-KOSSOWSKA stammende Beschreibung noch in manchen andern Punkten der Ergänzung. Auf *Cladocoryne floccosa* endlich werde ich mit einigen Worten eingehen wegen der großen Variationsmöglichkeit ihrer Gonanthenträger, die interessante Aufschlüsse über das Entstehen der Blastostyle überhaupt zu liefern scheint.

Zum Verständnis der in der vorliegenden Arbeit angewendeten Bezeichnungsweise führe ich folgendes an: An einer Polypenkolonie, sei sie thekat oder athekat, kann man vor allem unterscheiden das Rhizom und die Schosse. Die Schosse, die verzweigt oder unverzweigt sein können, werden in der Hauptsache gebildet von den Hydranthen oder Freßpolypen. Zu den Hydranthen gesellen sich als weitere, deutlich differenzierte Stockpersonen die Gonophoren oder Geschlechtsindividuen. Letztere sitzen häufig an besonderen Gonophorenträgern oder Blastostylen, die aus modifizierten Hydranthen hervorgegangen zu denken sind. Die Gonophoren ihrerseits können ausgebildet sein als Medusen und führen dann eine freischwimmende Lebensweise, oder als Sporophoren, die sessil bleiben und einfacher gebaut sind. Bei den Thekaten ist das Blastostyl samt den ansitzenden Gonophoren in einer gemeinsamen Hülle, der Gonotheka, eingeschlossen. Das dadurch entstehende Gebilde nennt man ein Gonangium. Die

Gesamtheit der Gonophoren und der Blastostyle ist als Gonosom zu bezeichnen, dem das Trophosom, das alle übrigen Teile des Stockes umfaßt, gegenübersteht.

Es ist mir eine gern erfüllte Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Carl Chun in Leipzig, für das außerordentliche Interesse, das er jederzeit meinen Untersuchungen entgegenbrachte, und für die wertvollen Ratschläge, die er mir nicht nur im Leipziger Zoologischen Institut, sondern auch während meines Aufenthaltes in Neapel zukommen ließ, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen. In Leipzig halfen außerdem die Herren Professor Woltereck und Dr. Steche meine Arbeit fördern. In Neapel waren es die Herren Professor Dohrn und Dr. Gross, die sich für meine Untersuchungen interessierten. Den genannten Herren möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen. Dem Senate der Stadt Hamburg bin ich für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Zool. Station in Neapel zu Dank verpflichtet.

I. Campanularia compressa.

Allgemeines.

Campanularia compressa kommt im Golfe von Neapel nicht eben selten vor. Von der ihr im Trophosom ähnlichen und in Neapel außerordentlich häufig auftretenden *Clytia Johnstoni* unterscheidet sie sich auf den ersten Blick durch ihre stark verdickten Hydrothekenwände. Hincks (17), der eine ähnliche starke Verdickung bei der nahe verwandten *Campanularia caliculata* beschrieb, vergleicht den ersten Eindruck, den man erhält, sehr treffend mit dem eines doppelwandigen Bechers. Überhaupt weist *Campanularia compressa* mit *Campanularia caliculata* eine frappante Ähnlichkeit im Trophosom auf, und so ist es denn nicht zu verwundern, daß in bezug auf beide Formen in der systematischen Literatur eine ziemliche Unklarheit besteht. Man hat sogar versucht, beide Arten geradezu miteinander zu identifizieren, was sich jedoch nach meinen Beobachtungen, wie sich zeigen wird, nicht aufrecht erhalten läßt.

Was sogleich meine größte Aufmerksamkeit erregte war der Umstand, daß sich bald nach dem Unterbringen der frisch gefangenen Kolonien im Aquarium ziemlich große, rötlich gefärbte Medusen ablösten, die ich zuerst als identisch mit der von Hartlaub (13) als *Agastra mira* beschriebenen Form zu halten geneigt war. Ich konnte mich jedoch bald überzeugen, daß sich diese Vermutung nicht aufrecht erhalten ließ,

sondern es handelte sich um eine neue, bisher noch nicht beobachtete Species. Die bestehende Unsicherheit in bezug auf die systematische Stellung des Polypen einerseits, die noch nicht beschriebene Medusenform andererseits und endlich verschiedene interessante Einzelheiten im Bau des Trophosoms, die sich bei der Untersuchung ergaben, veranlaßten mich, *Campanularia compressa* im Folgenden einer näheren Beschreibung zu unterziehen. Voranschicken werde ich wegen der unsicheren systematischen Stellung einen kurzen Überblick der wichtigsten Abhandlungen, die beide Arten erfahren haben, und eine Charakteristik der sie unterscheidenden Merkmale. Es wird dann die eigentliche Beschreibung des Trophosoms und dann des Gonosoms folgen. Der weitaus größte Teil der Untersuchung wird sich auf das Gonosom beziehen, besonders wegen der Eigenart der aufgeammten Meduse, die wahrscheinlich einen interessanten Übergang von der freien Meduse zum sessilen Medusoid darstellt.

Literaturangaben und Systematisches.

Die erste *Campanularia caliculata* wurde beschrieben von Sars 1857 (26), und zwar schilderte er unter dem Namen *Campanularia breviscyphia* eine unverzweigte Campanularide mit stark verdickten Hydrothekenwänden. Gonangien gelangten von ihm nicht zur Beobachtung, weshalb die Bestimmung der Form keine sichere ist. Die erste ausführliche Bearbeitung einer typischen *Camp. caliculata* erfolgte durch Agassiz 1862 (1). Er führte die Art als *Clytia poterium* an und wendete seine besondere Aufmerksamkeit dem Bau und der Entwicklung der Gonophoren zu. Ihren definitiven Namen erhielt *Camp. caliculata* durch Hincks 1868 (17), dem wir auch eine genaue Charakteristik der Species verdanken. Von neueren Autoren, die *Camp. caliculata* beschreiben und abbilden, seien erwähnt: Calkins 1897 (5), Hartlaub 1903 (14).

Die zweite uns hier am meisten interessierende Form *Campanularia compressa* wurde zuerst aufgestellt und beschrieben von S. F. Clark 1876 (7). Da die von ihm gegebene Schilderung den Typus der Art betrifft, so sei seine Charakteristik im Wortlaut wiedergegeben: »Hydrocaulus creeping, simple, giving origin to the pedicels at irregular intervals. Hydrotheca large, deeply campanulate, tapering to the base, the walls very thick, especially at the base, where they project inwards, forming a sort af diaphragm, upon which the polyp rests, rim entire; pedicels of medium length, with a single well-marked annulation at the base of the hydrothecae, and usually two or three constrictions just beneath the annulation, not annulated at the base. Gonosome turgid,

sessile, or with a very short pedicel, largest at the distal end, rounded at the base, very much compressed laterally«. Aufgestellt wurde die neue Species von Clark hauptsächlich auf Grund der eigentümlichen Gestalt der Gonangien. Die von Clark beschriebene Form stammte von Alaska.

Die Möglichkeit einer Identität von *Camp. caliculata* und *Camp. compressa* wurde von Calkins 1897 (5) erwogen. Ich werde darauf weiter unten bei der Feststellung der Unterschiede beider Arten noch ausführlich zu sprechen kommen.

Hartlaub (14) beschrieb 1903 in seiner »Fauna Chilensis« eine *Camp. compressa* vom Smith Channel. Leider hatte er keine Gonangien zur Verfügung, weshalb die Bestimmung nur eine unsichere sein konnte.

Goette (9) hat 1907 die Entwicklung der Gonophoren von *Camp. compressa* einer genauen Untersuchung unterzogen, nur hat er nicht erkannt, es mit *Camp. compressa* zu tun zu haben, sondern er bezeichnete die betreffende Form als *Camp. caliculata*. Die Gestalt der von ihm abgebildeten Gonangien läßt jedoch keinen Zweifel zu, daß er *Camp. compressa* vor sich gehabt hat.

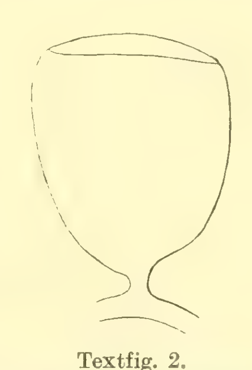
Endlich berichtete Vanhöffen 1910 (33) über eine *Camp. compressa* aus Südafrika. Was mir an Vanhöffens Bericht besonders interessant erscheint ist der Umstand, daß er ein Exemplar abbildet, dessen Stiel eine deutliche Ringelung erkennen läßt, während alle bis jetzt vorliegenden Schilderungen von *Camp. compressa* nur Angaben über ein einziges Segment direkt unterhalb der Hydrotheka enthalten; höchstens werden noch ein bis zwei leichte Einschnürungen erwähnt. Die Hydrocauli der hier zu behandelnden *Camp. compressa* dagegen sind in ihrem ganzen Verlaufe mehr oder weniger gewellt oder geringelt. Ich kann mich jedoch nicht entschließen, sie deshalb nicht als *Camp. compressa* zu bezeichnen, weil ich dem Kriterium eines glatten oder geringelten Stieles überhaupt keine große systematische Bedeutung zuschreibe. Ich befinde mich hier vor allem in Übereinstimmung mit Hartlaub, der z. B. der nahe verwandten *Camp. caliculata* sowohl geringelte als auch glatte Stiele zukommen läßt (14).

Ich muß nun auf den Hauptunterschied, der zwischen *Camp. caliculata* und *Camp. compressa* besteht, kurz zu sprechen kommen. Der Grund dafür, daß beide Arten nicht ganz leicht auseinanderzuhalten sind, liegt darin, daß sie in bezug auf ihr Trophosom außerordentlich ähnlich sind, und es erscheint mir deshalb auch fast ausgeschlossen, eine Bestimmung ohne Kenntnis des Gonosoms auszuführen; die verschiedene

Form der Gonangien dagegen erlaubt eine absolut sichere Unterscheidung. Eine typische Gonotheka von *Campanularia caliculata*, wie sie bei Agassiz, Hincks, Calkins abgebildet ist, hat die Form eines ovalen, schlanken Bechers, der zwei- bis zweieinhalbmal so lang als breit ist (Fig. 1). Ein Gonangium von *Campanularia compressa* dagegen ist fast ebenso breit wie hoch und demnach am besten einem plumpen Becher zu vergleichen, der sich von der viel eleganteren Gestalt des vorigen Gonangiums auf den ersten Blick unterscheidet (Fig. 2). Als weiteres, sehr charakteristisches Merkmal kommt hinzu, daß das Gonangium von *Campanularia compressa* seitlich stark zusammengedrückt ist, während *Camp. caliculata* eine auf dem Querschnitt drehrunde Gonotheka aufweist. Man braucht die beiden Formen nur ein einzigesmal nebeneinander gesehen zu haben, um ein für allemal ein Verwechseln für ausgeschlossen zu halten. Wie bereits bemerkt, erwägt Calkins die Möglichkeit einer Identität von *Camp. caliculata* und *Camp. compressa* mit dem Hinweis, daß er unter seinen Exemplaren von *Camp. caliculata* eine ähnliche seitliche Kompression der Gonotheka gesehen habe. Ich muß hier bemerken, daß einmal durch eine vielleicht vorkommende Abplattung des Gonangiums von *Camp. caliculata* noch nicht die durchaus andere Gestalt der *Camp. compressa* zustande kommt; ferner habe ich unter den vielen, von mir zur Beobachtung gelangten Gonotheken von *Camp. compressa* nicht eine einzige gefunden, die vielleicht durch etwas schlankere Form oder weniger abgeplattete Gestalt zu *Camp. caliculata* hingeneigt hätte, sondern alle wiesen ohne Ausnahme die plumpe, seitlich komprimierte Form der *Camp. compressa* auf. Die Trennung beider Species ist also meines Erachtens nach aufrecht zu erhalten.



Textfig. 1.
Drei Gonangien von *Campanularia caliculata*; nach Calkins.



Textfig. 2.
Gonangium von *Campanularia compressa*. Nach Clark. Vergr. 20.

Noch ein andrer Unterschied kommt vielleicht zur Charakteristik beider Arten in Frage, nämlich die von ihnen aufgeammten Medusen. Wenn die Untersuchungen Giards (8), die leider durch keine Figur gestützt sind, zu Recht bestehen, so wird von *Camp. caliculata* die von Hartlaub aufgestellte *Agastra mira* aufgeammt, während *Camp.*

compressa mit der von mir als neu zu beschreibenden *Agastra rubra* in Generationswechsel steht.

Auf die weite Verbreitung von *Camp. compressa* hat schon VANHÖFFEN hingewiesen. CLARK entdeckte die Species 1876 bei Alaska. Dann wurde sie in Kalifornien, im Smith Channel (Chile), bei Feuerland und Falklandinseln und endlich in Südafrika aufgefunden. Nun habe ich sie auch für das Mittelmeer nachgewiesen.

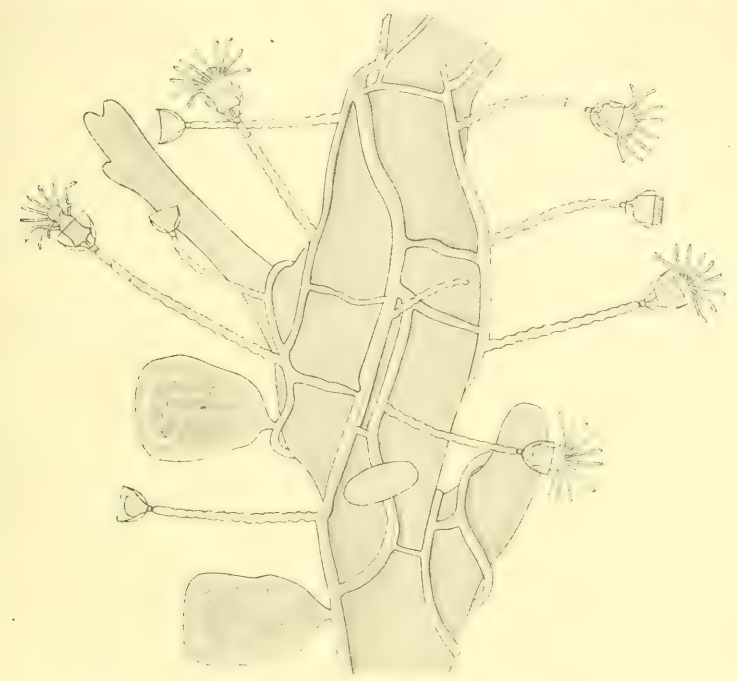
Die Literatur über *Agastra*, zu welchem Genus die von *Camp. compressa* aufgeammte Meduse gehört, ist äußerst spärlich. 1897 beschrieb HARTLAUB (13) als neues Genus und Species eine ephemere, mund- und tentakellose Leptomeduse, der er den Namen *Agastra mira* beilegte. Der zugehörige Polyp war ihm nicht bekannt, da die Meduse nur im Plankton gefangen wurde. Ferner gibt 1897 BROWNE (4) Abbildung und Beschreibung einer *Agastra*, und zwar der von HARTLAUB aufgestellten, typischen *Agastra mira*. Endlich ist zu erwähnen, daß MOTZ-KOSSOWSKA 1911 (23) aus dem Mittelmeer *Agastra*-ähnliche Medusen beschreibt, die von *Halecium Billardii* n. sp. geknospet werden.

Beschreibung des Trophosoms.

Campanularia compressa ist eine unverzweigte, typische Campanularide. Das Rhizom bildete ein dichtes Netzwerk auf beiden Seiten einer Cythosira; man kann deutlich dickere Hauptstämme und dünnere Nebenäste an ihm unterscheiden (Fig. 3). Ferner ist das Rhizom durch eine ganz bedeutende Dicke des Periderms ausgezeichnet (Fig. 4). Ich maß eine Stärke bis zu 0,05 mm, während die gewöhnliche Stärke des Periderms am Hydroidenstiel nur 0,006—0,015 mm beträgt.

In unregelmäßigen Zwischenräumen erheben sich vom Rhizom die Hydrocauli und die Gonangien, mit welch' letzteren Ende Mai die Kolonie reichlich versehen war. Die Hydrocauli weisen dicht unterhalb der Hydrotheka ein scharf abgeschnürtes, kugliges Segment auf. In ihrem weiteren Verlauf jedoch sind sie nur leicht geringelt oder gewellt, nie jedoch durch deutliche Einschnürungen ausgesprochen segmentiert. Gegen den Grund zu wird die Ringelung oft undeutlich. Ja, es gelangten junge Polypen zur Beobachtung, deren Hydrocauli in ihrem ganzen Verlaufe fast glatt waren. Im oberen Teile des Stieles, dicht unterhalb der Hydrotheka und des kugligen Segmentes, sind oft je zwei nebeneinander liegende Ringel durch Undeutlichwerden der zwischen ihnen liegenden Einschnürung zu einem größeren Gliede verbunden. Der Hydrocaulus erreicht eine Länge bis zu 2 mm.

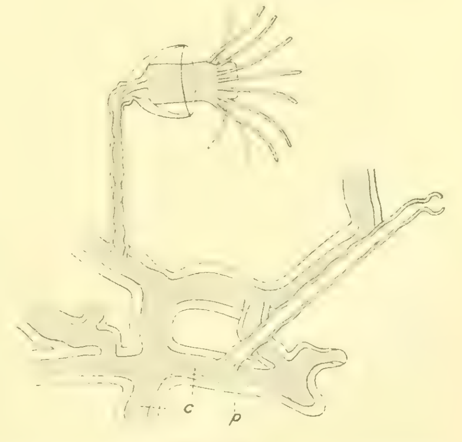
Charakteristischer als der Stiel ist die *Hydrotheka*. Sie ist tief becherförmig, wie dies ja für alle Campanulariden der Fall ist, und



Textfig. 3.

Campanularia compressa. Stück der ♀-Kolonie auf einem Tang (*Cythosira*) angesiedelt. Vergr. 13.

gestattet es, daß der ganze Polyp sich in sie zurückziehen kann. Der Rand ist glatt, außerordentlich dünn und nach außen umgerollt. Was die Hydrotheka aber vor allem charakterisiert, ist die ungewöhnlich starke Verdickung ihrer Wände. Hincks hatte sie deshalb, wie bereits erwähnt, mit einem doppelwandigen Becher verglichen. Diese Verdickung ist so charakteristisch, daß sie allein schon gestattet, *Campanularia compressa* von allen sonstigen Campanulariden zu unterschei-

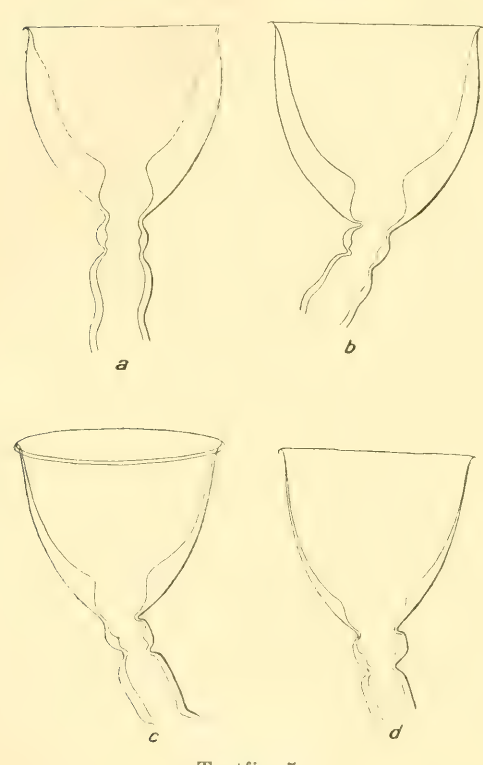


Textfig. 4.

Campanularia compressa. Teil des Rhizomgeflechtes, das starke Periderm der Stolonen zeigend. Vergr. 26. *c*, Cönosarc; *p*, Periderm.

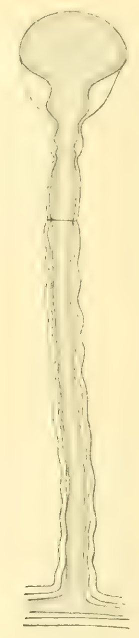
den, ausgenommen natürlich die ganz ähnliche *Camp. caliculata.* Am Grunde der Hydrotheka läßt die Wandverdickung diaphragmaartig einen kugligen Hohlraum frei, durch den das Cönosarc des Polypen hindurchtritt. Die größte Weite der Hydrotheka, die an der Öffnung besteht, beträgt 0,35 mm, die Höhe ist ungefähr ebenso groß.

Sehr interessant ist die große Verschiedenheit, die in bezug auf die Stärke der Becherwände herrscht. Soweit mir die Literatur zugänglich ist, sehe ich, daß diese Eigentümlichkeit von *Camp. compressa* bisher nicht bekannt ist. Von den dickwandigsten Formen an bis zu solchen mit ganz dünnen, kaum noch verdickten Wänden, die nur noch durch eine leichte Andeutung des Diaphragmas am Grunde der Hydrotheka als zu *Camp. compressa* gehörig charakterisiert sind, kann man bei ein und derselben Kolonie alle Übergänge beobachten (Fig. 5). Die Wandstärke kann zwischen 0,06 und 0,01 mm schwanken.



Textfig. 5.

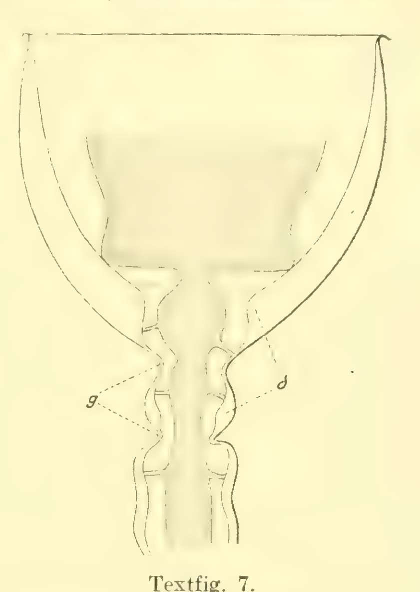
Campanularia compressa. Serie von vier Hydrotheken, die verschiedene Ausbildung der Wandstärke des Bechers zeigend. Bei *b* und *c* ist die Wirkungsweise des Gelenkes ersichtlich. Vergr. 75.



Textfig. 6.

Campanularia compressa. Junger Polyp, bereits eine starke Ausbildung der diaphragmaartigen Hydrothekaverdickung aufweisend. Vergr. 57.

Je stärker die Verdickung ist, umso kleiner ist der von der Hydrotheka gebildete Hohlraum. Ein Blick auf Fig. 5 zeigt dies sofort. Diese Tatsache könnte zu der Vermutung Anlaß geben, daß die dünnwandigen Formen den ursprünglichen Typus darstellten, aus denen sich die dickwandigen durch allmähliches Auflagern von Periderm entwickelt haben. Daß dem nicht so ist, lehren ganz junge, noch in Entwicklung befindliche Polypen (Fig. 6). Obgleich der Polyp selbst noch keinerlei Ausbildung von Tentakeln, Proboscis u. dgl. zeigt, sich also noch auf einem sehr frühen Stadium befindet, hat er doch bereits am Grunde seiner Hydrotheka ein außerordentlich starkes Periderm abgeschieden, das an Stärke einer vollständig ausgebildeten, dickwandigen Theka nichts nachgibt. Ein weiteres Zeichen für das jugendliche Stadium des in Fig. 6 dargestellten Polypen können wir ferner darin erblicken, daß das Cönosarc noch nicht nach außen durchgebrochen ist, sondern noch allseitig vom Periderm der Hydrotheka umhüllt wird. Die dickwandigen Formen sowohl wie die dünnwandigen entstehen als solche und gehen nicht etwa nachträglich auseinander hervor.



Textfig. 7.
Campanularia compressa. Hydrotheca nebst kugeligem Gelenkstück. Vergr. 137. δ, diaphragmaartige Verdickung von Becher und Gelenkstück; *g*, Gelenkstellen, stark verdünnt.

Wie bereits erwähnt schaltet sich zwischen der Hydrotheka und dem eigentlichen Hydrocaulus ein scharf abgeschnürtes, kugliges Stielglied ein, das unter allen Umständen ausgebildet ist, während die Ringelung des Stieles bisweilen undeutlich werden kann. Es wiederholt im kleinen die ganze Bauart der Theka, insofern es gleichfalls verdickte Wände aufweist, die an der Basis diaphragmaartig vorspringen (Fig. 7). Mit der Hydrotheka und mit dem eigentlichen Stiel ist das kuglige Zwischenglied nur durch sehr dünnes Periderm verbunden. Die Bedeutung der ganzen Vorrichtung ist nicht schwer einzusehen. Es handelt sich sicher um ein primitives Gelenk, das bei starkem Wellenschlag ein seitliches Ausweichen des schweren und breiten »Köpfchens« gestattet. Auf der andern Seite ist aber natürlich auch leicht an den

verdünnten Stellen des Periderms ein Abbrechen möglich, und so findet man denn in der Tat nicht eben selten köpfchenlose Polypenstiele.

Es bleibt mir nur noch übrig, mit wenigen Worten des eigentlichen Polypen zu gedenken, der die im Vorstehenden näher geschilderte Hülle zur Ausscheidung gebracht hat. Wir haben es mit einem typischen *Campanularia*-Polyp zu tun, ausgezeichnet durch die für diese Familie charakteristische Proboscis. Die Zahl der Tentakel beträgt 26, 28, 30, 32. Mehr als 32 Tentakel wurden nie beobachtet. Der Polyp ruht mit verbreiterter Basis auf der diaphragmaartigen Verdickung der Theka. Innerhalb des sphärischen Hohlraumes, den diese Verdickung zwischen sich läßt, ist der Cönosarcstiel kuglig angeschwollen.

Beschreibung des Gonosoms.

1. Gonangium.

Ende Mai, als ich die Kolonie zum ersten Male beobachtete, war sie in voller Geschlechtsreife, und demzufolge waren in großer Menge die für die Art so außerordentlich charakteristischen Gonangien vorhanden (Fig. 2, 3; Tafel VII, Fig. 1). Man kann ihre Gestalt am besten als eine breit-ovale bezeichnen, die am distalen Ende in ziemlich gerader Linie stark abgestutzt ist. Ein reifes Gonangium hat eine Höhe von 1,5 mm und eine Breite von 1 mm. Von der Seite her ist es stark zusammengedrückt, sodaß die Schmalseite nur einen Durchmesser von 0,4 mm aufweist, also knapp die Hälfte von dem Durchmesser der Breitseite. Die Wand der Gonotheka verläuft nicht völlig glatt, sondern ist meist leicht gewellt. Nur einmal wurde bei einem völlig reifen Gonangium eine gut ausgebildete, ringförmige Einschnürung beobachtet. Die Stärke der Gonothekenwände nimmt nach dem distalen Ende zu immer mehr ab, sodaß der Abschluß an dem oberen breit-abgestutzten Teile nur durch sehr dünnes Periderm erfolgt. Dies ist natürlich für das Ausschlüpfen der Meduse von Bedeutung.

Im Innern eines reifen Gonangiums bemerkt man schon bei schwacher Vergrößerung eine große Medusenknospe, erfüllt mit in Reihen angeordneten Eiern, und an ihrem Grunde meist noch eine kleinere Knospe. Einmal beobachtete ich auch ein Gonangium, das von zwei gleich großen Medusenknospen fast ganz erfüllt war, am Grunde jedoch noch eine dritte kleinere Knospe zeigte. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber sind stets nur ein oder zwei Medusenknospen zu gleicher Zeit in einem Gonangium enthalten. Umhüllt sind die Knospen von einem »Mantel«, der von Röhren durchzogen ist. Er liegt der

Gonotheka nicht eng an, sondern ist von ihr oft durch einen Zwischenraum getrennt, der aber durch Zellstränge unterbrochen wird, die für eine Verbindung von Mantel und Gonotheka sorgen.

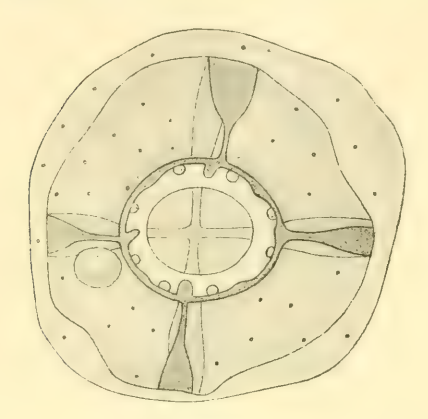
2. Die Meduse.

Wie ich bereits erwähnte, war die Kolonie Ende Mai geschlechtsreif. Es lösten sich deshalb auch bald nach dem Unterbringen des frisch erbeuteten Stöckchens im Aquarium ziemlich große, rötlich gefärbte Medusen ab, die lebhaft pumpend umherschwammen. Es handelte sich um *Agastra*-Medusen, die mit Geschlechtsprodukten beladen aus den Gonangien der *Campanularia compressa* geschlüpft waren. Ich werde sie, um in Folgenden einen kurzen Ausdruck für die Medusen von *Campanularia compressa* zu haben, wegen ihrer roten Farbe als *Agastra rubra* bezeichnen. Bald nach dem Freiwerden entledigten sie sich ihrer Eier (ich habe leider nur ein weibliches Stöckchen beobachten können), sanken nach kurzer Zeit zu Boden und starben ab. Nur wenige Stunden dauerte der freie Zustand ihres Lebens, jedoch genügte ihnen diese kurze Dauer, um ihre Bestimmung, die Entleeerung und Verbreitung der Geschlechtsprodukte, erfüllen zu können. An ungünstigen Lebensbedingungen kann das rasche Absterben nicht gelegen haben, denn andere, frisch geschlüpfte Medusen (*Clytia*, *Bougainvillea*, *Obelia*) habe ich wochenlang unter denselben Verhältnissen im Aquarium lebend gehalten. Das Entleeren der Geschlechtsprodukte geht sehr rasch vor sich, und es zeigen deshalb unter 25 von mir konservierten Exemplaren nur noch 4 Medusen vollständig gefüllte Ovarien, während sie bei den übrigen bereits mehr oder minder entleert sind.

Speciesdiagnose von *Agastra rubra* n. sp.
(Fig. 8, 9, 10; Taf. VII, Fig. 6.)

Durch vier Radialkanäle, an denen die Geschlechtsprodukte lagern, und durch acht gut entwickelte Statolithenbläschen ist *Agastra* als Eucopide charakterisiert. Ein Manubrium fehlt vollständig, doch ist seine Stelle markiert durch die Kreuzung der Radialkanäle. Ebenso fehlen Tentakel vollständig. Ringkanal und gut entwickeltes Velum ist vorhanden. Die Radialkanäle samt ihren Aussackungen und ebenso der Ringkanal sind rotbraun gefärbt und verleihen der gesamten Meduse beim Betrachten mit bloßem Auge oder schwacher Vergrößerung eine schöne rote Farbe. In den Radialkanälen und ihrer Kreuzungsstelle und ebenso im Ringkanal ist deutliche Zirkulation wahrnehmbar (Fig. 10). Die Höhe der Meduse beträgt 0,8 mm, die Breite 1 mm.

Die Schirmgallerte ist mittelstark. Am Scheitel weist sie oft eine Einziehung auf, die als ein Überrest der Anheftungsstelle im Gonangium anzusehen ist. Die Glockenhöhle ist ziemlich weit, ihre Öffnung jedoch auffallend eng und stark ins Innere eingezogen (Taf. VII, Fig. 6). Die Öffnung beträgt höchstens, da sie ja auch noch durch das Velum eingeengt wird, 0,3 mm. Die Exumbrella ist mit verstreut stehenden Nesselzellen besetzt. An der Einmündungsstelle der Radialkanäle in den Ringkanal sind nicht, wie das gewöhnlich der Fall ist, Tentakel ausgebildet, sondern es finden sich nur kleine bulbenartige Ausstülpungen (Fig. 8). Sie sind nicht etwa als Tentakelreste zu deuten, sondern es kommt ihnen nur der Charakter eines Radialbulbus zu, auf dem sich erst ein eigentlicher Tentakel zu erheben hätte. Daß wir es nicht mit Tentakelstummeln zu tun haben, wird die folgende histologische Untersuchung zeigen. Interradial bemerkt man ferner deutlich vier Anschwellungen des Ringkanales, die, wie sich zeigen wird, seltsamerweise die Rudimente ehemaliger Tentakel darstellen, die ganz anormal interradial angelegt wurden (Fig. 8). Die acht Statolithenbläschen, die je einen großen Statolith enthalten, sind so gestellt, daß sie paarweise den vier Radialbulben zugeordnet erscheinen, insofern die Entfernung zwischen einem Radialbulbus und einer Statocyste geringer ist, als wie zwischen einem Tentakelrudiment und einer Statocyste. Die Radialkanäle zeigen nur am Scheitel der Medusen-



Textfig. 8.

Agastra rubra ♀, von unten gesehen, um Radialbulben und interradiale Tentakelreste zu zeigen. Abgelaichtes Exemplar, mit Osmiumgemisch konserviert. Vergr. 47.



Textfig. 9.

Agastra rubra ♀, kurz nach dem Freiwerden nach dem Leben gezeichnet, halb von unten gesehen. Ovarien mit Eizellen prall gefüllt. Vergr. 54.

glocke, wo sie in einem Punkte zusammenlaufen, und eine kurze Strecke vor Einmündung in den Ringkanal ihre gewöhnliche röhrenförmige Ausbildung (Fig. 9 u. 10). In dem größten Teil ihres sonstigen Verlaufes dagegen sind sie in ganzer Ausdehnung band- oder wurstförmig erweitert und mit zahlreichen Aussackungen versehen, zwischen denen die großen Eier eingelagert sind. Die erweiterten Radialkanäle nebst ihren blindsackähnlichen Ausstülpungen sind ebenfalls rotbraun gefärbt. Die Eier sind ziemlich regelmäßig an jedem Radialkanal in zwei bis drei Längsreihen angeordnet (Fig. 10). Diese Anordnung sieht man am besten an den noch im Gonangium befindlichen Medusen, oder doch wenigstens an solchen, die sich eben erst abgelöst haben, da ja sogleich nach dem Freiwerden der Meduse die Ablösung der Eier beginnt, wodurch natürlich ihre Anordnung im Ovarium undeutlich werden muß. Der Kern der Eier liegt immer hart an der Peripherie (Taf. VII, Fig. 3). Vielleicht spielt diese periphere Lage des Kernes bei der Befruchtung eine Rolle. Stets sind die Eier von einer hellen Zone umgeben, auf deren Natur wir noch zu sprechen kommen werden. In demselben Maße, in dem sich die Eier ablösen, bilden sich die Aussackungen des Ovariums zurück, sodaß bei einem völlig abgelaichten Exemplar die Ovarien nur noch als unregelmäßige, wurstförmige Gebilde erscheinen, die an ihrem Ende in die gewöhnlichen, röhrenförmig gebauten Radialkanäle auslaufen.



Textfig. 10.
Agastra rubra ♀, von oben gesehen, um die Kreuzungsstelle der Radialkanäle zu zeigen. Nach dem Leben. Die Pfeile geben die Richtung des Zirkulationsstromes an, der in den Radialkanälen wahrnehmbar war. Vergr. 42.

Mit *Agastra mira* Hartlaub hat *Agastra rubra* viele Züge gemein. Sie entbehrt ebenso wie diese des Manubriums und der Tentakel gänzlich. Sie besitzt dieselbe Einziehung der Glockenöffnung ins Innere der Glocke, bei beiden ist die Exumbrella mit Nesselzellen besetzt, und, was besonders wichtig ist, bei beiden ist die Ovarialanlage auf den mittleren Teil der Radialkanäle beschränkt, wenngleich die Ausdehnung des Ovariums bei *Agastra rubra* eine größere ist.

Der auffälligste Unterschied beider Formen beruht auf der Art der Ausbildung der Ovarien. Während sich bei *Agastra mira* von dem sonst ziemlich unverändert gebliebenen Radialkanal nur ein-

zelne Aussackungen vorgestülpt haben, ist bei *Agastra rubra* der Kanal fast seiner ganzen Länge nach bandförmig erweitert und außerdem noch mit zahlreichen Ausstülpungen versehen. Ferner liegen bei *Agastra mira* die Eier vollständig regellos, nach HARTLAUBS Ausdruck das Bild einer »Eitraube« verkörpernd (Fig. 12), während sich bei *Agastra rubra* unschwer eine regelmäßige Längsanordnung in zwei bis drei Reihen erkennen läßt (Fig. 10; Taf. VII, Fig. 2). *Agastra mira* weist ferner im Ovarium eine bedeutend größere Anzahl Eier auf. Ich zähle bei der von HARTLAUB abgebildeten Eitraube 39 Eier (Fig. 12), während *Agastra rubra* im einzelnen Ovarium höchstens 11—12 Eier aufweist. Hierdurch ist es auch bedingt, daß die Eier der *Agastra rubra* die der *Agastra mira* an Größe übertreffen. Die kleineren Eier der *Agastra*



Textfig. 11.

Stück eines Ovariums einer *Agastra mira* mit ansitzender Eizelle. Nach C. HARTLAUB.

Textfig. 12.

Gefülltes Ovarium von *Agastra mira*, »Eitraube«. Nach C. HARTLAUB.

mira sitzen den Blindsäcken des Ovariums nur äußerlich an (Fig. 11), während sie bei *Agastra rubra* von den Aussackungen des Radialkanales fast vollständig umhüllt werden (Fig. 9 u. 10). Als weitere Unterschiede, die mir allerdings nicht so wichtig erscheinen als die des Ovariums, erwähne ich folgende: *Agastra mira* ist etwas höher als breit, während es bei unserer Form umgekehrt ist. *Agastra rubra* weist außer den Radialbulben interradial Tentakelreste auf, was HARTLAUB von seiner Art nicht erwähnt. Die bei *Agastra rubra* die Eier umsäumende helle Zone fehlt bei *Agastra mira*. Ferner ist die Zeit der Geschlechtsreife verschieden. Das Freiwerden der *Agastra rubra* erfolgte im Mai-Juni, während *Agastra mira* im August-Oktober gefangen wurde. Die Lebensdauer von *Agastra mira* scheint bedeutend größer zu sein als

von *Agastra rubra.* Hartlaub berichtet, daß er einzelne Exemplare mehrere Tage im Aquarium gehalten habe, während die von mir beobachteten Medusen nach wenigen Stunden starben. Endlich sind die abgelaichten Individuen gut für die Unterscheidung zu verwenden. Während *Agastra mira* im abgelaichten Zustand noch deutlich die Aussackungen der Radialkanäle erkennen läßt, kommt es bei *Agastra rubra* nach Ablösung der Eier zur Rückbildung der Ausstülpungen, sodaß die wurstförmigen Ovarien entstehen, wie sie in Taf. VII, Fig. 6 dargestellt sind.

Noch mit einer andern Eucopide hat *Agastra rubra* eine überraschende Ähnlichkeit, und zwar mit der von Lendenfeld (20) in einer ausführlichen Arbeit beschriebenen *Eucopella campanularia.* Beiden Formen gemeinsam ist vor allem wiederum der Mangel des Manubriums und der Tentakel. Ferner hat *Eucopella* eine ganz ähnliche bandartige Verbreiterung der Radialkanäle wie *Agastra rubra*; auch ihre Lebensdauer ist ähnlich kurz und erstreckt sich ebenfalls nur auf wenige Stunden. Radialkanäle, Aussackungen derselben und Ringkanal sind bei beiden braunrot pigmentiert, bei beiden ist der Schirmrand eingezogen, beide Arten haben nur je einen Statolithen in ihren acht Statocysten. Auch die Größe beider Medusen ist annähernd gleich.

Was sie jedoch unterscheidet, ist auch hier wieder hauptsächlich die verschiedene Gestaltung der Ovarien. Während bei *Eucopella* die Radialkanäle ihrer gesamten Länge nach bandförmig verbreitert und so in Ovarien umgewandelt sind, nimmt bei *Agastra rubra* und auch *Agastra mira* die Ovarialanlage nur die mittlere, wenn auch größte Strecke des Radialkanales ein. Hartlaub wies zuerst auf diesen Unterschied von *Agastra* und *Eucopella* hin und stellte überhaupt aus diesem Grunde sein neues Genus *Agastra* auf. Weiter enden bei *Eucopella* die Radialkanäle am Scheitel der Glocke blind, während man bei *Agastra rubra* deutlich eine Kreuzung derselben beobachten kann. Mit *Eucopella* gemeinsam hat *Agastra rubra* die einigermaßen regelmäßige Anordnung der Eier in Längsreihen. Während aber bei jener nur zwei Reihen an jedem Radialkanal auftreten, sind es bei *Agastra rubra* meist drei, wie aus Querschnitten deutlich hervorgeht. Auch ist die Anordnung der Eier keine so streng paarweise wie bei *Eucopella*, sodaß in betreff des Ovariums *Agastra rubra* zwischen *Eucopella campanularia* und *Agastra mira* die Mitte zu halten scheint. Ferner besitzt *Eucopella* nach Lendenfeld eine große Zahl von prädisponierten Einfaltungsstellen der Glocke (30—40), während ihre Zahl bei *Agastra* nur vier beträgt. Jeder der 30—40 Linien soll ein doppelschichtiger

meridionaler Epithelstreif entsprechen, dem LENDENFELD nervöse Funktion zuschreibt. Ein anderer Unterschied ist die Anwesenheit von Radialbulben bei *Agastra*, von denen *Eucopella* keine Spur aufweist. Endlich besitzt auch *Eucopella* keine Nesselzellen auf der Exumbrella.

Ich glaube, daß die genannten Merkmale genügend den Unterschied von *Eucopella campanularia* und *Agastra rubra* charakterisieren, so daß sich die Vermutung von A. G. MAYER (21), der Polyp von *Eucopella campanularia* (*bilabiata*) sei möglicherweise identisch mit *Campanularia compressa*, der Amme unserer *Agastra rubra*, als hinfällig erweist.

Entwicklung des Gonosoms.

Die Entwicklung der Geschlechtsknospen bei *Campanularia compressa* von den frühesten Stadien an bis zu einem ziemlich fortgeschrittenen Zustand ist von GOETTE (9) in seiner ausführlichen Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen untersucht worden. Zwar nennt er die in Frage kommende Species *Campanularia caliculata*; wie aber bereits hervorgehoben wurde, zeigt die charakteristische Gestalt der Gonotheka aufs deutlichste, daß GOETTE in Wirklichkeit *Campanularia compressa* vor sich gehabt hat. Unter diesen Umständen läßt sich natürlich auch der Schluß, daß die von der betreffenden Art aufgeammte Meduse identisch sei mit *Agastra mira* nicht aufrecht erhalten. GOETTE mußte sich bei der Feststellung dieser Verhältnisse ganz auf die Untersuchungen GIARDS verlassen, da er selbst die letzten Entwicklungsstadien im Gonangium und die freien Medusen nicht beobachten konnte. Ich habe die entwicklungsgeschichtlichen Befunde GOETTES betreffs seiner *Campanularia* »*caliculata*«, da mir ein ausreichendes Material aller Entwicklungsstufen zur Verfügung stand, sämtlich nachgeprüft und kann sie ausnahmslos bestätigen, unter Beibehaltung natürlich der eben angeführten, systematischen Einwände. Der Vollständigkeit und des vollen Verständnisses halber mögen die wesentlichsten Resultate GOETTES über die Ontogenie der Gonangien von *Camp. compressa* in aller Kürze hier angeführt sein.

Die Medusenknospung wird, wie dies für Hydropolypen charakteristisch ist, eingeleitet durch die Bildung des Glockenkernes. Die »Radialschläuche« GOETTES, die späteren Radialkanäle, wachsen von Anfang an vom Grunde der Knospe aus getrennt in die Höhe. Durch das Entgegenwachsen ihrer Ränder bildet sich die Entodermlamelle (Subumbrellarplatte GOETTES). Die Eizellen entstehen im

Entoderm des Rhizoms und wandern in die bruchsackartig ins Innere der Glockenhöhle eingestülpten Aussackungen der Radialkanäle ein. Die Medusenknospe ist innerhalb des Gonangiums eingehüllt in einen ectodermalen »Mantel«, der dadurch, daß fünf Entodermkanäle in ihm aufsteigen, die Bauart einer Medusenglocke nachahmt. GOETTE weist nach, daß es sich hier um eine täuschende »Homoidie« handelt, da sich der Mantel nicht mittels eines Glockenkernes entwickelt, sondern einfach durch Abspaltung aus dem Ectoderm des Blastostyls entsteht. Ein Blastostyl oder Gonanth ist ein zum Träger der Geschlechtsknospen umgewandelter Polyp, an dem man bei thekaten Formen meist eine »Deckenplatte« und eine »Halsröhre« unterscheiden kann, und der samt den Knospen von der Gonotheka umhüllt ist. Am Grunde der Halsröhre kommt es zur Ausbildung einer Medusenknospe, die von Anfang an von einer Abspaltung des Gonanthenectoderms, dem späteren Mantel, umgeben ist. In demselben Maße, in dem sich die Knospe vergrößert, wachsen in dem Ectodermmantel Entodermröhren in die Höhe, die schließlich in die Deckenplatte einmünden und dem Mantel die scheinbar von Radialkanälen durchzogene medusenähnliche Gestalt verleihen. Die ursprüngliche Halsröhre des Gonanthen ist später als solche nicht mehr nachweisbar, sondern den übrigen Entodermröhren durchaus gleich. So weit GOETTE.

Ich knüpfe bei dem Entwicklungsstadium an, wie es dem ältesten von GOETTE gezeichneten als nächst älteres folgen würde, um von hier aus die Weiterentwicklung bis zur Ablösung und den letzten Schicksalen der Meduse darzulegen.

Taf. VII, Fig. 1 zeigt einen Längsschnitt durch ein der Reife nahes weibliches Gonangium. Es ist erfüllt von einer großen Medusenknospe; von ihrem Grunde ist eine zweite kleinere Knospe emporgewachsen, welch' letztere bereits den Ansatz zu einer dritten Knospe zeigt (k'). Umhüllt sind die Knospen von dem von Entodermröhren durchzogenen ectodermalen Mantel. Sein Ectoderm besteht aus einem unregelmäßigen weitmaschigen Zellnetz. Hier wie in dem nächsten Schnitt durch ein Gonangium ist eine Zellzeichnung nur an der großen Medusenknospe durchgeführt, während der umhüllende Mantel nebst seinen Entodermröhren und die kleineren Medusenknospen einfach hell und dunkel gehalten sind, und zwar ist das Entoderm hell, das Ectoderm dunkel getönt.

Während auf jüngeren Entwicklungsstadien (siehe GOETTE, Vergl. Entw. d. Geschl. d. Hydropolyp., Taf. XV, Fig. 313) die älteste Medusenknospe nur einen kleinen Teil der Gonotheka erfüllte, nimmt sie

jetzt fast den ganzen, ihr zur Verfügung stehenden Raum ein. Dementsprechend hat sich der Mantel stark ausgedehnt und verdünnt und mit ihm die in ihm aufsteigenden Mantelröhren. Der Hohlraum der Deckenplatte aber, in den die Mantelröhren einmündeten, ist fast vollständig geschwunden, so daß man von einer eigentlichen Deckenplatte nicht mehr sprechen kann.

Das Innere der Meduse ist vollständig erfüllt von den Ausstülpungen der Radialkanäle und den dazwischen liegenden Eizellen. Diese sind im Verhältnis zu früher bedeutend herangewachsen und zeigen eine unregelmäßige, polyedrische Form, die dadurch zu erklären ist, daß sich die auf engem Raum zusammengedrängten Eizellen gegenseitig abplatten. Sie sind ausgezeichnet durch körniges Plasma und durch einen großen, runden Kern, der einen Nucleolus aufweist. Die eigentümlich sternförmige Gestalt des Kernes in der Zeichnung ist auf Schrumpfung, veranlaßt durch die Konservierung, zurückzuführen. Das Entoderm der Radialkanäle, das auf jungen Stadien aus einem soliden Gewebe mit deutlichen Zellgrenzen gebildet wurde, hat sich vacuolisiert. Seiner Funktion entsprechend ist es mit Fettröpfchen u. dgl. erfüllt. Die einzelnen Zellgrenzen sind undeutlich geworden. Das die Ovarien überziehende subumbrellare Ectoderm, das ursprünglich ein deutliches Plattenepithel darstellte, ist durch die mächtige Vergrößerung der Eizellen zu einer äußerst dünnen Zellschicht ausgezogen worden. Es bekleidet nicht etwa nur oberflächlich die Geschlechtsanlagen, sondern dringt tief zwischen die Eizellen ein, dieselben mitunter fast ganz umhüllend, wodurch sich auf Schnitten ein sehr verwickeltes Bild darbietet. Die Radialkanäle nebst ihren Aussackungen sind wie gesagt vollständig ins Innere der Glocke getreten, so daß nur noch das subumbrellare Ectoderm, indem es für jedes Ovar gleichsam ein Aufhängeband bildet, die Verbindung mit der Umbrella herstellt. Die Einmündung eines Radialkanales in den Gonanthenhohlraum und damit in das Zirkulationssystem des ernährenden Stockes sieht man sehr schön am Grunde der großen Medusenknospe. Hier zeigt der Radialkanal übrigens auch seine ursprüngliche Röhrenform, da er ja, wie wir gesehen haben, nur in seinem mittleren Teile durch blindsackähnliche Ausstülpungen zum Ovar umgebildet ist. Ein Manubrium oder Reste desselben lassen sich nicht feststellen.

Wenn die Eizellen auf ihrer Wanderung von ihrer Bildungsstätte im Rhizomentoderm zu ihrer Reifungsstätte begriffen die Radialkanäle, bzw. deren Aussackungen erreicht haben, verlassen sie das Entoderm, so daß ihre eigentliche Reifungsstätte zwischen Ento-

und Ectoderm gelegen ist. GOETTE wies als erster nach, daß hier wie auch in andern ähnlichen Fällen diese Lagerung dadurch entsteht, daß sich zwischen Eizelle und Entoderm eine neue Stützlamelle ausscheidet, während gegen das Ectoderm hin die ursprüngliche fortbesteht. Auch ich habe auf meinen Schnitten feststellen können, daß in reifen Ovarien die Eier sowohl gegen das Entoderm als auch gegen das Ectoderm hin durch eine Stützlamelle getrennt waren.

Erwähnen möchte ich noch, daß ich ebenso wie GOETTE sehr häufig, ja fast regelmäßig, Eizellen in den Mantelröhren antraf, wo sie keinesfalls zur Reife gelangen können, sondern zugrunde gehen müssen. GOETTE wies darauf hin, daß dieses Fehlgehen von Geschlechtszellen ein sicherer Beweis dafür ist, daß für ihre Wanderung nicht allein eine aktive Beweglichkeit, sondern auch ein passiver Transport in Frage kommt, insofern sie von dem rasch wachsenden umgebenden Gewebe mit fortgerissen werden. Auf diese Weise läßt sich wohl auch das Vorkommen von Eizellen in den Mantelröhren zwanglos erklären.

Eigentümlich ist das Auftreten von Gallerte im Umkreis der Eizellen. Sie bedingt die um jedes Ei entwickelte hellglänzende Zone, die schon bei mikroskopischer Betrachtung der lebenden Meduse zu sehen ist. Was das an dieser Stelle ganz unerwartete Vorkommen von Gallerte für eine Bedeutung haben könnte, ist mir nicht klar geworden.

Der Zeichnung in Fig. 1, Taf. VII nach wird die Medusenglocke nur aus zwei Zellschichten, der Ex- und der Subumbrella, gebildet. Die zwischen beiden liegende Entodermlamelle ist auf diesem Stadium zwar ebenfalls noch vorhanden, ihrer außerordentlichen Feinheit wegen ist sie aber nicht eingetragen worden. Im Subumbrellarepithel läßt sich, soweit es nicht die Ovarien überzieht, vorzüglich entwickelte quergestreifte Muskulatur nachweisen.

Am Eingang der Glockenhöhle ist es zur Ausbildung von Statocysten, von Radialbulben, eines Velums und, was das Interessanteste ist, von Tentakeln gekommen; GOETTE stellte fest, daß im männlichen Geschlecht diese Tentakel schon lange vor der Reife wieder vollständig rückgebildet werden. Ich kann hinzufügen, daß sie auch im weiblichen Geschlecht, wo sich die Tentakel etwas länger erhalten, vor dem Freiwerden des Geschlechtstieres der fast vollständigen Rückbildung unterliegen. Es war dies von vorn herein zu vermuten, da ja die freie Meduse nur noch schwache Spuren von Tentakelstummeln aufweist. Merkwürdigerweise sind diese Tentakel nicht radial, wie dies gewöhnlich der Fall ist, sondern interradial angelegt, radial dagegen

sind gut ausgebildete Bulben von etwa derselben Größe wie die Tentakel entwickelt.

Den Unterschied zwischen einem Tentakel und einem Bulbus führen Fig. 4 und 5 der Taf. VII vor Augen. Der Tentakel ist charakterisiert durch die seine Achse bildenden, vacuolenreichen »Chordazellen«, die in einer einreihigen Lage geldrollenartig angeordnet sind. Deutlich sieht man ferner, daß die Entodermachse des Tentakels mit dem Ringkanal (*ri*) in keinerlei Verbindung steht, was im Gegensatze zum Radialbulbus hervorzuheben ist. Die Entodermlamelle (*en*) ist zu der Zeit, wo der Tentakel ausgebildet ist, noch gut zu sehen. Die Achse des Radialbulbus dagegen besteht aus einer Doppellage von soliden Zellen (auf dem Längsschnitt gesehen), die proximal kontinuierlich in den Ringkanal und in die Entodermlamelle übergehen. In Wirklichkeit ist ja der Bulbus nichts weiter als eine Ausstülpung des Ringkanals, doch ist in diesem Falle der Hohlraum des Bulbus obliteriert, und nur noch an dem Übergang in den Ringkanal sieht man die ursprüngliche Abstammung. Die Größe eines Tentakels beträgt 0,05 mm, ein Bulbus hat eine Größe von 0,05—0,06 mm. Interessant ist, daß sich an den Tentakeln, obwohl sie doch ganz funktionslos sind, deutliche, wenn auch geringe Muskulatur nachweisen läßt.

Die gesamte Medusenknospe ist von einer Hüllmembran umgeben, die aber nur am Eingang der Glockenöffnung deutlich zu sehen ist, im übrigen aber der Umbrella so eng anliegt, daß sie sich der Beobachtung entzieht.

Das älteste Stadium der Meduse im Gonangium kurz bevor dem Freiwerden ist in Fig. 3, Taf. VII dargestellt. Auch hier ist wieder eine große Medusenknospe und eine zweite kleinere längs getroffen. Die Verdünnung des umhüllenden Mantels ist weiter fortgeschritten, während der Hohlraum der ihn durchziehenden Entodermkanäle fast vollständig obliteriert ist, so daß von der ursprünglichen scheinbaren Medusenähnlichkeit nur noch ein dünner, ziemlich weitmaschiger Zellmantel, durchzogen von einigen entodermalen Zellsträngen, übrig geblieben ist. Der von der Gonotheka gebotene Raum wird fast gänzlich von der vor der Ablösung stehenden Meduse erfüllt. Die an ihrem Grunde sitzende zweite Knospe hat schon eine ziemliche Größe erreicht und wird nach dem Freiwerden der älteren Meduse den dadurch leerwerdenden Raum einnehmen. Man sieht an ihr sehr schön, daß der sie umgebende Mantel durch Abspaltung aus dem Mantel der vorhergehenden Knospe entstanden ist.

Im Innern der alten Medusenknospe haben sich die Eizellen noch

mehr vergrößert, und die durch die Enge des Raumes bedingte gegenseitige Abplattung ist dadurch besonders stark hervorgetreten. Auf die periphere Lage der Zellkerne möge, da sie auf diesem Schnitt sehr deutlich hervortritt, noch einmal hingewiesen sein. Daß diese Lage wahrscheinlich mit der Befruchtung in Beziehung steht, wurde bereits angedeutet. Das die Ovarien überziehende Ectoderm ist entsprechend der enormen Vergrößerung der Eizellen zu einer äußerst dünnen Zelllage ausgezogen. Auf Schnitten ist diese mitunter nur durch die in ihr enthaltenen Kerne von der ihr an Feinheit gleichenden Stützlamelle zu unterscheiden. Für das Entoderm der Radialkanäle gilt das bereits beim vorigen Schnitt Gesagte.

Der auffälligste Neuerwerb auf diesem ältesten Stadium, kurz vor dem Freiwerden, ist die Entstehung von Gallerte zwischen Ex- und Subumbrella. Da sie durch die die Meduse umschließende Hüllmembran am Ausbreiten gehindert ist, zwingt sie die Medusenglocke, sich durch Einfaltungen dem zur Verfügung stehenden Raum anzupassen. Der Enge des Raumes ist es ferner zuzuschreiben, daß die Glockenöffnung zusammengepreßt wird, so daß, wie aus dem Schnitt ersichtlich ist, eine Statocyste und ein Radialbulbus einander bis zur Berührung genähert sind.

Die Tentakel sind auf diesem Entwicklungszustand bereits wieder völlig rückgebildet. Desgleichen ist jetzt die Entodermlamelle bis auf geringe Reste nicht mehr nachweisbar. Velum, Statocysten und Radialbulben dagegen sind wohl entwickelt, und in der Subumbrella findet sich vorzüglich ausgebildete, quergestreifte Muskulatur. Ein Manubrium fehlt, wie auch in allen früheren Stadien, gänzlich.

Ich habe nun noch einen Schnitt zu besprechen, den ich durch eine freie Meduse geführt habe. Nachdem wir die Entwicklung an Schnitten durch Gonangien im Vorangehenden kennen gelernt haben, werden uns die Besonderheiten, die sie im Vergleich zu normalen Vollmedusen aufweist, leicht verständlich werden. In Fig. 2, Taf. VII haben wir einen Längsschnitt durch eine abgelöste *Agastra rubra* vor uns. Sie hat, durch keine Hülle mehr beengt, die ihr zukommende breit-glockenförmige Gestalt angenommen. Die unregelmäßig gefaltete Form der Exumbrella ist eine Folge der Konservierung. Das lebende Tier zeigt natürlich eine vollkommen glatte Oberfläche. Bei freien Medusen lassen sich übrigens derartige Schrumpfungserscheinungen auch bei sorgfältigster Behandlung nicht vermeiden, während bei der noch in der Gonotheka eingeschlossenen Meduse eine Schrumpfung der Gallerte durch die Konservierung nicht zu konstatieren ist. Wahrscheinlich

liegt dies daran, daß durch die umgebende Gonotheka und den Mantel ein ganz allmähliches Einwirken der konservierenden Flüssigkeit ermöglicht wird.

Auf dem uns beschäftigenden Schnitt (Fig. 2, Taf. VII) ist auf der linken Seite ein noch unentleertes Ovarium längs getroffen. Man sieht gut die reihenförmige Anordnung der großen Eizellen, welches Merkmal zur Unterscheidung von *Agastra mira* Hartl. wichtig ist. Scheinbar liegt das Ovarium vollkommen frei in der Umbrellarhöhle, da das vom subumbrellaren Epithel gebildete Aufhängeband nicht mit getroffen ist.

Die Medusenglocke wird, abgesehen von der Gallerte, ausschließlich aus zwei ectodermalen Zellschichten, aus exumbrellarem und subumbrellarem Epithel gebildet. In der Exumbrella lassen sich vereinzelt Nesselzellen nachweisen, in der Subumbrella dagegen, wie schon mehrfach erwähnt, quergestreifte Muskulatur. Die Entodermlamelle ist ebenso wie die Tentakel bis auf geringe Spuren vollkommen rückgebildet. Am Eingang zur Glockenhöhle sehen wir das Velum, ferner auf der linken Seite eine Statocyste, rechts einen Tentakelbulbus.

Da ein Manubrium vollständig fehlt, ist die Meduse zu einem längeren freien Leben unfähig. Sofort nach dem Ablösen vom Stock beginnt sie durch kräftige Pumpbewegung sich der Geschlechtsprodukte zu entledigen. Ist dies geschehen, so ist auch ihr Daseinszweck erfüllt. Sie sinkt zu Boden und geht nach wenig Stunden des freien Lebens zugrunde.

Ich habe im Voranstehenden das von *Camp. compressa* aufgeammte Geschlechtstier immer als »Meduse« bezeichnet. Es geschah dies deshalb, weil die Bezeichnung Meduse für die freischwimmenden Gonophoren der Hydromedusen üblich ist und ich mit dem Wort Meduse das Freiwerden der Geschlechtstiere ausdrücken wollte. Ich bin mir jedoch voll bewußt, daß der »Meduse« von *Camp. compressa* nur der Charakter eines Medusoides zukommt, insofern man nach dem von Chun (6) gegebenen Kriterium von einer Meduse oder einem Medusoid spricht, je nachdem eine Mundöffnung vorhanden ist oder nicht, je nachdem also das betreffende Individuum zu einem längeren freien Leben befähigt ist oder nicht.

Bei Betrachtung einer so eigentümlichen »Meduse« wie *Agastra rubra*, die durch den Mangel eines Manubriums sich für ein selbständiges Leben als total ungeeignet erweist, die somit an der Grenze zwischen freiem und sessilem Zustande steht, drängt sich unwillkürlich die Frage auf, wie eine solche Form sich wohl phylogenetisch entwickelt

haben mag. Ist sie entstanden durch Rückbildung einer Vollmeduse, die noch mit Manubrium und Tentakeln ausgestattet war, oder haben wir in ihr einen Vorläufer der Medusen vor uns, eine »Prämeduse« nach einem von KÜHN geprägten Ausdruck? Es ist naheliegend, in der ontogenetischen Entwicklung nach Tatsachen zu suchen, die es uns gestatten, die erste oder die zweite Möglichkeit für die wahrscheinlichere zu erklären.

GIARD (8), der schon mehrfach erwähnt wurde, hatte bei der nahe verwandten *Campan. caliculata* beobachtet, daß sie nur zu gewissen Zeiten freie Medusen hervorbringt; bisweilen hingegen unterbleibt deren Ablösung, und wir haben es dann mit sessilen Geschlechtsknospen zu tun, wie bei der Mehrzahl der Campanulariden. Diesen doppelten Zustand der geschlechtlichen Reife, wie sich GIARD ausdrückt, »double état de maturité sexuelle«, d. h. also Fortpflanzung einmal mittels freier Medusen, zum andern Male durch sessile, medusoide Gonophoren nennt er »Allogonie«. GIARDs Beobachtung gab mir Veranlassung, auch bei *Camp. compressa* nach ähnlichen Verhältnissen zu suchen.

Leider wurde ich erst nach meiner Rückkehr aus Neapel auf diesen interessanten Umstand aufmerksam. Den einfachsten Beweis für das Sessilbleiben sonst freier Medusen, der darin zu bestehen hätte, die Entwicklung der Embryonen innerhalb der Gonotheka zu beobachten, oder vielleicht das Entleeren der Eier ohne ein gleichzeitiges Freiwerden der Meduse zu konstatieren, kann ich deshalb nicht erbringen. Jedoch möchte ich auf folgende Beobachtung, die für den Übergang einer freien Meduse zum sessilen Medusoid zu sprechen scheint, hinweisen.

Beim Durchmustern einer größeren Zahl von Gonangien fanden sich zwei, die sich von den gewöhnlichen durch eine etwas dunklere Farbe unterschieden. Ferner waren sie ausgezeichnet durch die an ihrem distalen Ende ausgesprochen eckige Form ihrer ältesten Medusenknospe. Letztere ahmte in den erwähnten abweichenden Gonangien die abgestutzte Gestalt der Gonotheka nach, während dies für gewöhnlich nicht der Fall ist, sondern die Medusenknospe vollkommen abgerundet in der Gonotheka liegt.

Auf Schnitten konnte ich konstatieren, daß die eckige Form der noch nicht abgelösten Meduse dadurch zustande gekommen war, daß sich die Gallerte der Umbrella rückgebildet hatte, was zu einer zipfeligeckigen Ausbildung der Glocke geführt hatte. Es handelte sich somit augenscheinlich um Knospen, die durch Rückbildung der Glockengallerte für den freien Zustand gänzlich untauglich geworden waren, und demnach auch um den Übergang von freier Meduse zum sessilen

Medusoid. Der Einwand, daß sich der Schwund der Schirmgallerte durch Schrumpfen erklären lasse, erscheint mir nicht recht stichhaltig, da gewöhnliche und abweichende Gonangien ein und dieselbe Konservierung erfahren hatten, und ich bei ersteren nie ein Schrumpfen der Gallerte beobachten konnte. Aber immerhin vermag ich doch den erwähnten Einwand nicht streng zu widerlegen, und es sei deshalb auf diese Verhältnisse, deren Klärung einer weiteren Untersuchung dieser interessanten Form vorbehalten bleiben muß, nicht näher eingegangen.

Wenn wir nun aber auch nicht die tatsächliche Umwandlung der freien Meduse zum sessilen Medusoid oder umgekehrt nachweisen können, so lassen sich doch vielleicht andre Gesichtspunkte auffinden, die eine Entscheidung der Frage gestatten. Zwei Forscher besonders haben sich mit der Entstehung der *Agastra*-Medusen beschäftigt:

Goette (9), auf den Beobachtungen Giards fußend, sieht in dem Umstande, daß *Camp. compressa* (seine *Camp. caliculata*) einmal freie, das andere Mal sessile Geschlechtsknospen hervorbringen soll, einen Beweis für seine Hypothese, daß die Vollmedusen der Hydroiden aus medusoiden Gonophoren entstanden seien, nicht umgekehrt, wie dies wohl die Ansicht der meisten Forscher ist.

Wie wir gesehen haben, ist es aber im Gegenteil wahrscheinlich, daß sich umgekehrt *Agastra rubra* durch noch weitere Rückbildung, als wie sie sowieso schon aufweist, in ein sessiles Medusoid umwandelt.

Ferner sieht Goette in dem Fehlen eines Manubriums und besonders in dem Umstande, daß sich ontogenetisch Reste desselben nicht nachweisen lassen, eine Stütze dafür, »daß der ursprüngliche Besitz eines Manubriums nicht zu den Merkmalen gehört, ohne die eine original entstandene Meduse nicht zu denken wäre« (9, S. 204).

Kühn (19) vor allem wandte sich gegen die Ausführungen Goettes. Betreffs *Agastra* wendet er entgegen ihrer Deutung als Prämeduse ein, daß sich die Anwesenheit der acht hochentwickelten Statolithenbläschen doch nur erklären läßt als erworben durch langes pelagisches Leben, nicht aber, wenn man annimmt, eine Form vor sich zu haben, die sich auf dem Wege zur Vollmeduse hin befindet.

Was das gänzliche Fehlen des Manubriums anbetrifft, so ist hier mit Kühn einzuwenden, daß es bei der großen Einheitlichkeit, mit der sich die Ontogenese der Medusen bei Thekaten und Athekaten vollzieht, sehr unwahrscheinlich ist, daß sich der Besitz eines Manubriums bei einer einzelnen Gruppe so spät eingestellt haben sollte.

Endlich ist zu erwägen, daß tatsächlich im Verlaufe der Ontogenese von *Agastra rubra* Rückbildungen zu konstatieren sind, die doch keines-

wegs dafür sprechen können, daß man es mit der Entwicklung einer Prämeduse zu einer Vollmeduse zu tun hat. Einer Rückbildung unterliegen einmal die Entodermlamelle, die vollständig wieder verschwindet, und ferner die interradialen Tentakel. Auch bei weiblichen Medusenknospen, bei denen die Tentakel sich länger erhalten als im männlichen Geschlecht, werden sie, wie dies schon GOETTE vermutete, und wie ich es sicher konstatieren konnte, vor dem Ablösen des Geschlechtstieres bis auf geringe Reste reduziert.

Ich glaube, daß wir uns deshalb der Ansicht KÜHNS anschließen müssen, nach der wir in *Agastra* nicht eine Prämeduse vor uns haben, die sich auf dem Wege zur vollkommenen Meduse hin befindet, sondern ein echtes Medusoid, entstanden durch Rückbildung aus einer normalen Hydromeduse.

II. Stylactis Pruvoti.

Allgemeines.

Stylactis Pruvoti, bisher aus dem Neapler Golf noch nicht bekannt, wurde von mir Mitte Juni in voller Geschlechtsreife angetroffen. Die Kolonie — es handelte sich leider nur um ein einziges männliches Stöckchen — hatte sich auf einer Schneckenschale (*Cerithium*) angesiedelt, die in einer Tiefe von annähernd 31 m gefunden wurde. Ich glaubte anfänglich, eine der gewöhnlichen *Podocoryne*-Kolonien vor mir zu haben, die sich aber von der im Mittelmeer häufigen *Podocoryne carnea* hauptsächlich durch ihre rudimentären Medusen unterschied. Da ich mich kurz vor der Abreise befand, konnte ich nähere Untersuchungen erst nach meiner Rückkehr nach Leipzig an der konservierten Kolonie vornehmen. Sie stellte sich bald als wahrscheinlich identisch mit der von MOTZ-KOSSOWSKA (22) neu aufgefundenen und bisher nur von ihr beschriebenen »*Hydractinia Pruvoti*« heraus. Die Charakteristik, die MOTZ-KOSSOWSKA von der neuen Species gibt, ist jedoch vielfach unvollständig. So erfahren wir z. B. nicht einmal, ob sie freie Medusen hervorbringt oder nicht. Augenscheinlich haben der Beobachterin keine zur Verfügung gestanden, denn sie gibt auch keine Abbildung des zugehörigen freien Geschlechtstieres. Ferner erfahren wir nichts über die Entstehung des ungewöhnlichen ringförmigen Hodens. Die Existenz eines Velums wird mit Unrecht bestritten; auch findet sich keine Angabe darüber, ob die stark reduzierten Blastostyle noch zur Nahrungsaufnahme befähigt sind, wie bei nahe verwandten Arten. Kurzum, bei näherem Zusehen fanden sich manche Lücken in dem einzigen existierenden Berichte, sodaß ich beschloß, *Stylactis Pruvoti*, wie

ich die Art aus weiter unten ersichtlichen Gründen nennen werde, einer Bearbeitung zu unterziehen. Der Gang der Untersuchung wird derselbe sein, wie im vorigen Abschnitt.

Literaturangaben und Systematisches.

SARS (26) beschrieb 1857 als erster eine *Stylactis* aus dem Mittelmeer unter dem Namen *Podocoryne fucicola* (nicht *fusicola* wie bei SCHNEIDER [27] oder *fuciola* wie bei A. G. MAYER [21] zu lesen ist). ALLMANN (2) formulierte 1864 eine genaue Charakteristik der Art, für die er die Bezeichnung *Stylactis* prägte, und trennte sie von den nahen Verwandten *Podocoryne* und *Hydractinia*. Von letzteren beiden ist sie in erster Linie unterschieden durch den Bau der Hydrorhiza. Während bei *Hydractinia* und *Podocoryne* das dichte Netzwerk der »Wurzel« von einer fleischigen Cönosarclage überkleidet ist (a fleshy layer of Cönosarc), fehlt diese bei *Stylactis*, so daß die Cönosarcröhren der Hydrorhiza allseitig von Periderm umschlossen werden. *Podocoryne* und *Hydractinia* ihrerseits werden wiederum nach der Art der Gonophoren unterschieden. *Podocoryne* produziert freie Medusen, *Hydractinia* bringt Sporophoren hervor.

Die in neuerer Zeit erschienenen systematischen Arbeiten legen in gerechter Würdigung des Umstandes, daß oft bei außerordentlich nahe verwandten Formen (*Coryne* — *Syncoryne*, *Hydractinia* — *Podocoryne*) teils Medusen, teils Sporosacs ausgebildet sind, dem Bau der Gonophoren nur geringen systematischen Wert bei. In der Tat vereinigt auch LEVINSEN 1892 und BONNEVIE 1897 (3) *Hydractinia* und *Podocoryne* zu einem einzigen Genus *Hydractinia*. In der neuesten Zeit endlich hat MOTZ-KOSSOWSKA 1905 (22) die Systematik der Hydroiden einer Revision unterzogen. Da nach ihren Untersuchungen *Hydractinia Pruvoti* eine Hydrorhiza mit einem oberflächlich ganz außerordentlich verdünnten Periderm besitzt, so sieht sie in dieser Form einen Übergang von der mit nacktem Cönosarc bekleideten Hydrorhiza von *Podocoryne-Hydractinia* zu dem allseitig von Periderm umgebenen Rhizomnetzwerk der *Stylactis*-Arten. Infolgedessen vereinigt sie *Podocoryne, Hydractinia* und *Stylactis* zu dem einzigen Genus *Hydractinia*.

Es ist hier nicht meine Aufgabe, ein Urteil über die Berechtigung der von MOTZ-KOSSOWSKA gegebenen Systematik zu fällen, herrscht ja doch bei Hydroiden gerade in bezug auf gattungunterscheidende Charaktere eine große Verschiedenheit der Meinung. Da ich aber bei der von mir untersuchten Form, die ich allerdings wegen der vielen übereinstimmenden Merkmale für identisch mit *Hydractinia Pruvoti* Motz-Koss.

halten muß, auf Schnitten konstatieren konnte, daß ihre Hydrorhiza allseitig von deutlichem und an der Oberfläche keineswegs allzu stark verdünntem Periderm umgeben ist (Fig. 13), so behalte ich die Genusbezeichnung »*Stylactis*« bei und nenne sie *Stylactis Pruvoti*.

Beschreibung des Trophosoms.

Wie bereits erwähnt, hatte sich das Stöckchen auf einer *Cerithium*schale angesiedelt, die ihrerseits wieder von einem Einsiedlerkrebs bewohnt war, wie wir dies oft bei Hydroiden antreffen. Ebenso wie *Hydractinia* und *Podocoryne* gehört *Stylactis* zu den durch weitgehenden Polymorphismus der Einzelindividuen ausgezeichneten Polypenkolonien. Man kann an den genannten Formen gewöhnlich viererlei Individuen unterscheiden. Einmal die gewöhnlichen Freßpolypen, die die Ernährung der Kolonie besorgen, zweitens die Blastostyle, die Träger der Geschlechtsknospen, drittens sehr zurückgebildete Skelettzooide zum Schutze der Kolonie und endlich Spiralzooide, die der Verteidigung dienen. Letztere stehen bei *Hydractinia* und *Podocoryne* vorzüglich am Eingang der Schale, und es liegt ihnen der Schutz des Einsiedlerkrebses ob. Sehr anziehend ist es, die Wirkungsweise der »Wehrpolypen« zu beobachten: Zieht sich der Krebs, durch irgend einen Reiz beunruhigt, in seine »Wohnung« zurück, so schlagen sofort alle Spiralzooide taktmäßig einige Male nach unten, um ihren »Wirt« zu verteidigen, ein Versuch, der sich sehr leicht anstellen läßt und der zeigt, daß zwischen Polyp und Krebs eine echte Symbiose mit beiderseitigem Nutzen besteht. Dem Hydroidenstöckchen wird durch die Ansiedelung auf der krebsbewohntem Schale die Ortsbewegung ermöglicht, der »Einsiedler« dagegen genießt den Schutz der wehrhaften Polypen. *Stylactis* hat keine Spiralzooide ausgebildet, und es findet deshalb bei ihr auch keine echte Symbiose statt, insofern nur der Polyp einseitig den Nutzen der Ortsbewegung hat. Eine *Stylactis*-Kolonie besteht nur aus Freßpolypen, Blastostylen und Skelettzooiden, die, wie das für Abkömmlinge eines Stockes selbstverständlich ist, durch ein Rhizom miteinander in Verbindung stehen.

Das Rhizom bildet ein sehr kompliziertes Röhrensystem, das in Gestalt einer krustenartigen Schicht die Oberfläche des Schneckengehäuses überzieht. Auf einem Querschnitt sieht man deutlich, daß der innere, cönosarcale Teil allseitig von Periderm umgeben ist. Eine oberflächliche Cönosarcschicht fehlt (Fig. 13). Oft finden sich mehrere Cönosarcröhren von einer gemeinsamen Peridermhülle umschlossen, was durch eine nachträgliche Verschmelzung von nebeneinander liegen-

den Rhizommaschen zu erklären ist. So sind in Fig. 13 z. B. nicht weniger als fünf Cönosarcröhren ectodermal verschmolzen und von einer gemeinsamen Peridermbekleidung umgeben.

Das Nährtier oder der Freßpolyp ist ungestielt, peridermlos und erhebt sich direkt von der Hydrorhiza (Fig. 14 a_1). Nur an seinem untersten Ende ist er ein ganz kurzes Stück von einer Fortsetzung des Periderms der Rhiza bekleidet. Im ausgestreckten Zustande erreicht er eine Länge von 10—15 mm. Die Tentakelzahl beträgt 10—12. Die Tentakel sind in einem Kreis rund um das Hypostom angeordnet. Sie sind solid, und ihre Achse wird wie gewöhnlich aus einer einzigen Zellreihe gebildet. An ihrem Ende besonders sind sie stark mit Nesselzellen bewehrt. Von den ähnlichen *Podocoryne*-Polypen unterscheidet sich *Stylactis*, wenigstens im konservierten Zustand, durch schlankere, gracilere Form und durch das büschelartige Zusammenneigen der Tentakel, die bei *Podocoryne carnea* ziemlich starr abstehen. Fig. 14 a_2



Textfig. 13.

Stylactis Pruvoti. Schnitt durch das Rhizom, senkrecht zur flächenhaften Ausbreitung desselben. Links sieht man das proximale Ende eines vom Rhizom aufsteigenden Polypen. Vergr. 85. *p*, Periderm; *c*, Cönosarc; *l*, Stützlamelle.

zeigt, welch' unförmliche, plumpe Gestalt ein Freßpolyp durch reichliche Nahrungsaufnahme annehmen kann. Es ist ganz unglaublich, welche enorme Mengen ein einzelnes Tier mitunter zu sich nimmt und bis zu welchen Dimensionen es sich dabei ausdehnt.

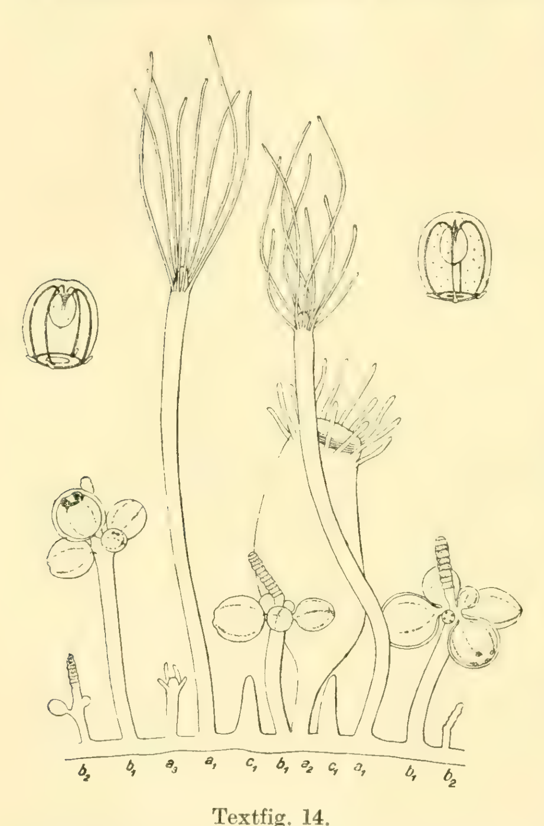
Außer den Nährtieren erheben sich von der Hydrorhiza die Skelettzooide (Fig. 14 c_1), die dem Schutze der Kolonie dienen. Nach der Ansicht von Grobben 1875 (10) sind sie als umgewandelte Polypen aufzufassen. Sie sind so weit rückgebildet, daß sie weiter nichts darstellen, als einen dornförmigen Peridermzapfen, in dessen Innern noch Cönosarc vorhanden sein kann. Nach einer Ausführung von H. C. Müller (24) dagegen, die auch mir als die wahrscheinlichere vorkommt, sind die Schutzdornen nicht als rückgebildete Individuen aufzufassen, sondern als selbständige Ausstülpungen der Hydrorhiza. Indem das Cönosarc der Wurzelstolonen an bestimmten Stellen seine beiden Epithelien vorstülpte, unter gleichzeitigem Ausscheiden einer starken

Peridermschicht, kam es zur Bildung der hohlen chitinigen Dornen, in deren Innern man die Ectoderm- und Entodermschicht der ehemaligen Ausstülpung noch feststellen kann. Die Wirkungsweise der Skelettzooide ist so zu erklären, daß sich bei einem drohenden Anschlagen des Schneckengehäuses an einen harten Gegenstand die nackten, empfindlichen Polypen und Blastostyle zwischen die starr abstehenden Stacheln zurückziehen und so vor dem Zerquetschtwerden bewahrt bleiben. Die große Stärke des Periderms, die sich aus der Funktion erklärt, ist bemerkenswert. Die Größe eines der Schutzstacheln beträgt 0,5—0,6 mm.

Beschreibung des Gonosoms.

Zur Zeit der Geschlechtsreife treten neben Nährpolypen und Skelettzooiden die für *Stylactis Pruvoti* außerordentlich charakteristischen Blastostyle auf. Interessant ist, daß sie nicht nur auf der Außenseite der besiedelten Schneckenschale zur Ausbildung gelangen, sondern sich auch bis tief ins Innere des Schaleneinganges hinein nachweisen lassen. Von den gewöhnlichen Nährtieren unterscheiden sich die Blastostyle einmal durch geringere Größe; sie sind höchstens halb so groß als jene (4—5mm). Phylogenetisch müssen wir uns die Geschlechtsknospenträger natürlich hervorgegangen denken aus normalen Polypen. Was haben wir aber wohl als Grund dafür anzusehen, daß ein Teil der Individuen einer und derselben Kolonie sich aus wohlentwickelten Hydranthen zu reduzierten Blastostylen umwandelte? — Eine Beobachtung H. C. Müllers (24) ist geeignet, über diese Frage Auskunft zu geben. Nach Müller sitzen bei *Podocoryne*-Kolonien die großen Freßpolypen mit ihren zahlreichen Tentakeln an den am meisten geschützten, vertieften Stellen der Schale, während die kleineren, tentakelarmen Blastostyle an den ungeschützten gewölbten Teilen der Schneckenschale sich vorfinden. Diese verschiedene Verteilung von Hydranthen und Blastostylen ist aber geeignet, uns einen Fingerzeig für die Ursache des Polymorphismus bei diesen Hydroiden zu geben. An den gefährdeten gewölbten Flächen der Schale, die bei Bewegung des Krebses entweder auf dem Boden geschleppt oder leicht an entgegenstehende Hindernisse angestoßen werden, mußten sich die dort sitzenden Tiere möglichst gegen Verletzungen schützen. Dies geschah einmal durch starke Ausbildung der chitinigen Schutzdornen, die an diesen Stellen besonders zahlreich stehen, zum andern Male durch eine Reduktion der der Verletzung am meisten ausgesetzten Tentakel und durch Verkleinerung des ganzen Polypen, die es ihm gestattete, sich vollständig

hinter die schützenden Dornen zurückzuziehen. So kam es bei ihnen mitunter sogar zur Aufgabe des Nahrungserwerbes (*Stylactis Pruvoti*), und sie übernahmen die einzige Funktion der Medusenknospung, während der Fang der Beute den Freßpolypen überwiesen wurde, die an geschützter Stelle stehend ihre normale Polypenform bewahrten.



Textfig. 14.

Stylactis Pruvoti ♂. Habitusbild der Kolonie mit zwei aufgeammten Medusen. Vergr. 14,5. a_1, normale Hydranthen, a_2, durch starke Nahrungsaufnahme enorm geschwollener Freßpolyp; a_3, Hydranth im Jugendstadium; b_1, Blastostyl; b_2, Blastostylanlagen.

Das Vorkommen von Blastostylen im Gehäuseeingang bei *Stylactis Pruvoti* spricht nicht gegen diese Theorie MÜLLERS, da es sich wahrscheinlich um ein sekundäres Vordringen von Blastostylen an eine ungewohnte Stelle handelt.

Die Zahl der Blastostyltentakel ist bei *Stylactis Pruvoti* sehr reduziert, bedeutend mehr als dies sonst bei *Stylactis*-Arten oder der nahe verwandten *Podocoryne* und *Hydractinia* der Fall zu sein pflegt. Wenn auch bei diesen die Tentakelzahl der Blastostyle vermindert ist, so weisen sie doch alle einen deutlichen Tentakelkranz auf und sind, wenn vielleicht auch in bescheidenem Maße, zur Nahrungsaufnahme befähigt. Bei den Blastostylen von *Stylactis Pruvoti* hingegen sind alle Tentakel bis auf einen einzigen rückgebildet (Fig. 14 b_1). Durch eine Art Knie im Verlaufe des sonst annähernd geraden Blastostyles ist die Lage der ehemaligen Mundöffnung nebst Hypostom gekennzeichnet. Die Grenze zwischen Tentakel und Blastostylkörper ist ferner dadurch markiert, daß das Tentakelectoderm reich mit Nesselzellen versehen ist, die von der

Insertionsstelle des Tentakels an völlig fehlen. Die Mundöffnung ist, wie auf einem Längsschnitt deutlich zu sehen ist, vollständig geschlossen und eine direkte Nahrungsaufnahme unmöglich (Fig. 15).

Die nur noch mit einem Tentakel versehenen Blastostyle sind, wie bereits erwähnt, phylogenetisch abzuleiten von solchen, die noch mit Tentakelkranz und Mundöffnung ausgestattet waren. Ontogenetisch jedoch ist diese wahrscheinliche Entwicklung nicht mehr angedeutet; vielmehr zeigt schon das ganz junge Blastostyl (Fig. 14 b_2) die typische, eintentakelige Ausbildung und unterscheidet sich schon



Textfig- 15.

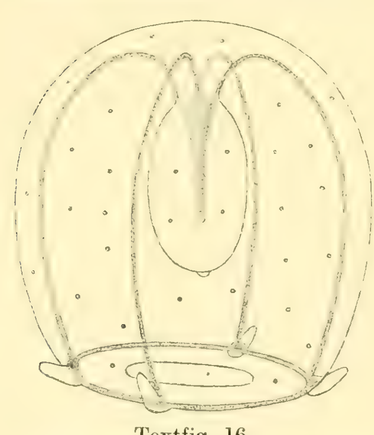
Längsschnitt durch ein Blastostyl von *Stylactis Pruvoti*, die Degeneration der Mundöffnung zeigend. Vergr. 102. *m*, ehemalige; jetzt verwachsene Mundöffnung.

auf ganz frühen Entwicklungsstufen von der Anlage eines Freßpolypen mit seinen vier Tentakelstummeln (Fig. 14a_3). Die Blastostyle werden als solche angelegt.

Dicht unterhalb der ehemaligen Mundöffnung sprossen die in einem Wirtel stehenden Medusenknospen. Man kann an einem Blastostyl ungefähr 8—9 Knospen zählen, auf den verschiedensten Altersstufen befindlich. Sie sind kurz gestielt und von einer Hüllmembran umschlossen. Schon bei oberflächlichem Studium sieht man deutlich vier rotgefärbte Tentakelbulben und vier ebenfalls rote Radialkanäle. Ferner schimmert deutlich das dicke, mit Geschlechtsprodukten beladene Manubrium durch. *Stylactis Pruvoti* ist getrenntgeschlechtlich. In meiner Kolonie fanden sich nur Medusenknospen mit

Hodenanlagen vor. Wahrscheinlich überwiegen, wie dies meist der Fall ist, die männlichen Stöckchen. So kamen z. B. bei der von SIGERFOOS (30) beschriebenen amerikanischen *Stylactis Hooperi* auf 60 ♂ Kolonien nur 23 ♀.

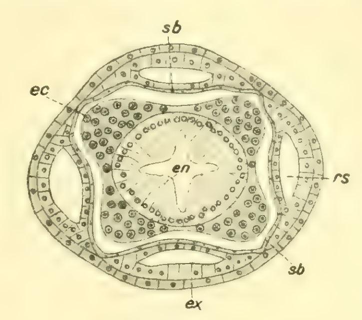
Es sind bisher nur von amerikanischen *Stylactis*-Arten freie Medusen bekannt geworden (SIGERFOOS 1899, MAYER 1910), noch nicht dagegen von europäischen, denn MOTZ-KOSSOWSKA berichtet wie gesagt nichts über eine Aufammung von Medusen. Wie ich nun beobachtete, bringt *Stylactis Pruvoti* aber in der Tat freie Geschlechtstiere hervor, und zwar handelt es sich um verhältnismäßig große, typische *Stylactis*-Medusen. Ihre Höhe beträgt ungefähr 1 mm, ihre Breite 0,6—0,7 mm (Fig. 16). Das Manubrium ist »gestielt«, was als charakteristisch hervorzuheben ist, und durch starke Entwicklung der Geschlechtsprodukte zu einem dicken, länglich-eiförmigen Gebilde aufgetrieben. Die Mundöffnung ist vollständig geschlossen, was auf Längsschnitten sich deutlich feststellen läßt, und an ihrer Stelle ist nur ein kleiner knöpfchenartiger Vorsprung zu sehen, der letzte Überrest wahrscheinlich der oralen Mundlappen, wie sie bei den vollentwickelten *Podocoryne*-Medusen zur Ausbildung gelangen. Die Geschlechtsanlage, in diesem Falle also der Hoden, umschließt wie ein dickes Polster ringförmig das Manubrium. Radial- und Ringkanal sind gut ausgebildet, ebenso ist ein deutliches Velum vorhanden, wie ich entgegen der Beschreibung von MOTZ-KOSSOWSKA hervorheben muß. Die Tentakel, die in der Vierzahl auftreten, sind sehr rudimentär und stellen nur noch kurze Stummel dar, die ganz funktionslos sind und keinesfalls zur Ergreifung von Beute dienen können, was ja auch, da eine Nahrungsaufnahme ausgeschlossen ist, zwecklos wäre. Sie werden nach aufwärts gerichtet getragen. Am Grunde schwellen sie zu einem Bulbus an. Ring- und Radialkanäle, Tentakelbulben, ferner der Hohlraum des Manubriums, der durch den dicken Hoden durchscheint, sind ziegelrot gefärbt. Die Schirmgallerte ist mittelstark entwickelt. Die Exumbrella ist mit zerstreut stehenden Nesselzellen besetzt.



Textfig. 16.
Meduse von *Stylactis Pruvoti* ♂, nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 51.

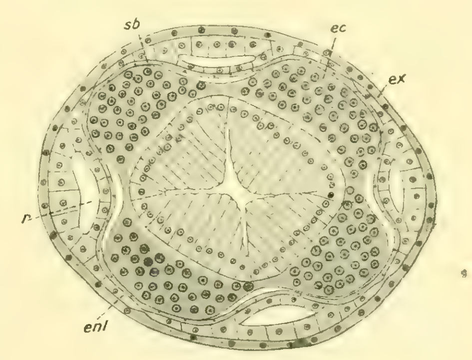
Entwicklung der Meduse.

Die Medusenknospung soll hier nur so weit verfolgt werden, als dies zum Verständnis der Entstehung der anormalen ringförmigen Gonade nötig erscheint. Die Anlage von Hode oder Ovar erfolgt bei den Margeliden für gewöhnlich in vier interradialen, von einander getrennten Wülsten. Nur von vier Gattungen kennt man eine ringförmige Ansammlung der Geschlechtszellen rund um das Manubrium. Es sind dies *Podocoryne*, *Stylactis*, *Lizzia* und *Rathkea*. Für *Stylactis Pruvoti* läßt sich nun leicht nachweisen, daß die Ringform der Gonade eine sekundäre Erscheinung ist, die sich aus einer ganz normalen interradialen Anlage ableiten läßt. Fig. 17 zeigt einen Querschnitt durch eine sehr junge Medusenknospe. Das Ectoderm ist hier wie in den folgenden Schnitten dunkler als das Entoderm gehalten. Deutlich erkennt man, daß sich die Hoden als vier interradiale Wülste im Ectoderm des Manubriums entwickelt haben. Die vier Radialschläuche sind noch vollständig voneinander getrennt, haben sich aber bereits kurze Ausläufer zur Bildung der Entodermlamelle entgegengesandt. Über die Keimstätte der Samenzellen habe ich keine Untersuchungen angestellt; vermutlich fällt sie mit der Reifungsstätte zusammen und würde dann im Ectoderm des Manubriums zu suchen sein.



Textfig. 17.

Stylactis Pruvoti. Querschnitt durch eine junge ♂ Medusenknospe. Vergr. 300. *ec*, Ectoderm des Manubriums mit zahlreichen Samenzellen; *en*, Entoderm des Manubriums; *enl*, Entodermlamelle; *ex*, Ectoderm der Exumbrella; *rs*, Radialschlauch (späterer Radialkanal); *sb*, Subumbrellarepithel.



Textfig. 18.

Stylactis Pruvoti. Querschnitt durch eine etwas ältere ♂ Medusenknospe als in Fig. 17. Vergr. 300. Bezeichnung wie in voriger Figur.

Die Entstehung des Glockenkernes, der Radialkanäle, der Entodermlamelle (Umbrellarplatte) geschieht ganz in der nämlichen Weise,

wie dies GOETTE von *Podocoryne carnea* ausführlich geschildert hat. Es soll deshalb hier nicht darauf eingegangen werden; nur der in Fig. 18 dargestellte Querschnitt möge, da er die Bildung der Entodermlamelle und damit einen der grundlegenden Befunde GOETTES in fast schematisch klarer Weise zeigt, mit ein paar Worten berührt sein. Es handelt sich um eine etwas ältere Knospe als sie Fig. 19 darstellte. Die Hoden haben sich stark vergrößert; ihre interradiale Lage ist noch deutlich ausgeprägt. Das Wesentlichste aber ist, daß die Ausläufer der Radialschläuche, die sich in Fig. 17 bereits feststellen ließen, durch Zusammenfließen die Entstehung einer einschichtigen Entodermlamelle veranlaßt haben. Die Stellen der Vereinigung sind noch sehr gut zu sehen, da hier die »Umbrellarplatte« stark verdünnt ist. Eine doppelschichtige Entodermlamelle (WEISMANN) läßt sich also, wie zuerst GOETTE und nach ihm KÜHN nachgewiesen hat, nicht aufrecht erhalten.

Für die Radialkanäle von *Stylactis Pruvoti* ist charakteristisch, daß die der Exumbrella zugekehrte Wand bedeutend stärker ist als die der Subumbrella zugewandte. Es läßt sich dies auf Querschnitten leicht konstatieren (Fig. 17, 18; Taf. VII, Fig. 8) und gilt sowohl für ganz junge Knospen als auch für abgelöste Medusen.

In Fig. 8, Taf. VII haben wir einen Querschnitt durch eine ziemlich reife Meduse (noch nicht abgelöst). Auffällig ist die mächtige Entwicklung des Hodens, der die ganze Umbrellarhöhle erfüllt. Wie man sieht, ist in drei Quadranten bereits die ringförmige Vereinigung der interradialen Hodenwülste erfolgt. Nur im vierten Quadranten ist der Zusammenschluß noch nicht erreicht. In der Subumbrella hat sich quergestreifte Muskulatur ausgebildet. Die Entodermlamelle ist zu einer sehr dünnen Zellage geworden.

Taf. VII, Fig. 7 endlich zeigt einen Querschnitt durch eine freie Meduse. Für den freien Zustand bezeichnend ist die Ausbildung von Gallerte zwischen der Entodermlamelle und der Exumbrella. Zwischen Subumbrella und Entodermlamelle dagegen sind acht Hohlräume entstanden, auf die ich weiter unten noch zu sprechen kommen werde. Die eigentümlich sternförmige Gestalt der Glocke ist auf Kontraktionserscheinung zurückzuführen. Der Hoden umgreift jetzt, wie es ja für *Stylactis* typisch ist, das Manubrium in einem dicken, geschlossenen Ring. Es handelt sich um eine ganz enorme Mächtigkeit der Geschlechtsanlage. Bei starker Vergrößerung bemerkt man, daß sich zwischen den Samenzellen ein außerordentlich feines Netzwerk hinzieht. Fig. 7 der Taf. VII gibt das reizvolle Bild, das sich unter dem

Mikroskop bietet, nur unvollkommen wieder. Es ist ein Beleg dafür, daß das Ectoderm des Manubriums nicht vollständig in die Bildung der Samenzellen aufgegangen ist, sondern sich in Gestalt eines zierlichen Netzwerkes zum Teil erhält.

Von den Zellschichten der Umbrella ist nichts zu erwähnen, was *Stylactis* von andern Medusen unterschiede. Das Subumbrellarepithel zeigt deutlich Ring- und Längsmuskulatur. Im Ectoderm der Exumbrella sieht man Nesselzellen eingelagert. Die Entodermlamelle ist gut zu sehen.

Es bleibt mir nur noch übrig, der acht Hohlräume zu gedenken, die innerhalb der Glocke von *Stylactis* zur Ausbildung gelangen (Taf. VII, Fig. 7 *s*). Als erster beobachtet Fr. E. Schulze (28) bei *Sarsia tubulosa* ein derartiges Hohlraumsystem in der Umbrella einer craspedoten Meduse. Merkwürdigerweise glaubte er darin eine dem Cölom der höheren Tiere homologe Bildung zu sehen. Es zeigte sich bald, daß eine solche Ausbildung von acht Subumbrellarräumen — sacchi sottombrellari nach Trinci (32) — eine bei Sarsiaden und Margeliden ziemlich allgemein vorkommende Erscheinung ist. Schon Leuckart (6) wies die Deutung, daß sie einer Leibeshöhle gleichzusetzen seien, zurück, da sie nicht durch Spaltung einer als Mesoderm anzusprechenden Zellschicht entstehen, sondern einfach durch das Ablösen einer Zellage. Die Entstehung der Hohlräume ist so zu denken, daß die Entodermlamelle, die ja durch Verschmelzen der Ausläufer der Radialschläuche (Goette) sich bildet, an den interradialen Vereinigungsstellen dem subumbrellaren Epithel angeheftet bleibt; zwischen diesen Anheftungsstellen und den Radialkanälen hebt sich jedoch die Entodermlamelle (Umbrellarplatte) von der Subumbrella ab, und es kommt so zur Bildung von acht Hohlräumen, die natürlich mit einer Leibeshöhle nichts zu tun haben. Die Bedeutung dieser Umbrellarsäcke ist auch mir nicht klar geworden. Vielleicht handelt es sich um Einrichtungen, die das Schweben der Meduse im Wasser erleichtern sollen.

Bezüglich des Ausdruckes Meduse für das Geschlechtstier von *Stylactis Pruvoti* ist dasselbe zu bemerken, was ich schon bei *Campanularia compressa* angeführt habe. Auch der *Stylactis*-»Meduse« kommt, da ja ihre Mundöffnung geschlossen ist, nur der Charakter eines Medusoides zu. Ich habe mich an dessen Stelle jedoch der Bezeichnung Meduse bedient, da einmal ein Mißverstehen meiner Ausführungen hierdurch nicht zu befürchten war, und ferner, weil der Ausdruck Meduse gebräuchlicher ist und für die freien Geschlechtstiere von *Stylactis* bis

jetzt auch ausschließlich angewendet wurde (Sigerfoos 1899, Hartlaub 1911, Mayer 1910).

Es steht nun noch die Frage offen, ob wir die sich loslösenden Gonophoren von *Stylactis Pruvoti* als rückgebildete Medusen anzusprechen haben, oder ob es sich vielleicht um Prämedusen handelt (Kühn), die sich in der Entwicklung zur vollkommenen Meduse hin befinden. Ich habe bisher immer angenommen, es mit rückgebildeten Medusen zu tun zu haben. Diese Annahme ist aber von vornherein durchaus nicht so ohne weiteres klar, da sich in der allein der Beobachtung zugänglichen ontogenetischen Entwicklung Rückbildungserscheinungen nicht konstatieren lassen. (Wie z. B. bei *Campanularia compressa*.) Höchstens könnte man aus dem sicher einen rudimentären Zustand verkörpernden Blastostyl schließen, daß auch die von ihm geknospten Gonophoren rückgebildet seien. Es kommen also nur Erörterungen theoretischer Natur in Frage, die uns hier Aufschluß geben können.

Diejenige Theorie, die Medusoide und medusoide sessile Gonophoren entstanden sein läßt aus Medusen, ist die älteste. Sie wurde von Weismann (34) ausgearbeitet und besitzt wohl auch jetzt noch die meisten Anhänger. Die gerade entgegengesetzte Ansicht vertritt Goette (9), der sich die freien Medusen entstanden denkt aus sessilen, einfach gebauten Geschlechtsknospen. Dieser letzteren Auffassung ist Kühn (19) entgegengetreten. Der Haupteinwand, den er gegen Goette erhebt, ist der, daß nach dessen Theorie die dem freien Leben so wunderbar angepaßten Medusen der Thekaten und Athekaten mit ihrer außerordentlichen Ähnlichkeit nur durch eine zufällige Konvergenz sich erklären lassen. Und nicht nur in den beiden großen Reichen der Thekaten und Athekaten, sondern auch in den kleineren Unterklassen müßte diese geradezu rätselhafte Konvergenz selbständig immer wieder zu ganz ähnlichen Medusenformen geführt haben, eine Annahme, die wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Was weiter für die Theorie Weismanns zu sprechen scheint, ist die Tatsache, daß es sicher sessile Gonophoren und Medusoide gibt, die durch Rückbildung aus Medusen entstanden sind. Auch Goette gibt deren Existenz zu (*Syncoryne gravata*, *Pennaria*, *Tubularia*, *Hydractinia*). Für *Campanularia compressa*, deren Medusoide Goette als wirkliche Prämedusen angesehen hatte, ist es ebenfalls wahrscheinlich, daß gerade umgekehrt durch Aufgabe der schwimmenden Lebensweise der sessile Zustand herbeigeführt werden kann. Warum sollte also diese schon mehrfach konstatierte Rückbildung nicht auch der tatsächlichen

phylogenetischen Entwicklung einer großen Zahl von Geschlechtsindividuen der Hydropolypen entsprechen?

Aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir demnach im Gonophor von *Stylactis Pruvoti* ein echtes Medusoid aus der Reihe der Athekaten vor uns. Das ganz entsprechende Gegenstück unter den Thekaten lernten wir im Medusoid von *Campanularia compressa* kennen.

Interessant ist es, zu beobachten, welche ganz verschiedenen Organe bei diesen den beiden großen Hydroidenklassen angehörenden Medusoiden reduziert worden sind. Man sieht sofort, daß es die bei beiden Formen verschiedene Geschlechtsanlage ist, die einen bestimmenden Einfluß auf die Art der Rückbildung ausgeübt hat. Die Anthomedusen, die von den Athekaten aufgeammt werden, haben die Gonaden am Manubrium ausgebildet. Dementsprechend hat das Medusoid von *Stylactis Pruvoti* ein großes, dickes Manubrium, die Radialkanäle dagegen sind zwar vollständig entwickelt, aber sehr schmal. Die Leptomedusen dagegen, die freien Geschlechtstiere der Thekaten tragen Ovar und Hoden an den Radialkanälen, weshalb wir diese bei *Agastra rubra* monströs entwickelt finden, wohingegen das Manubrium vollständig verschwunden ist.

III. Cladocoryne floccosa.

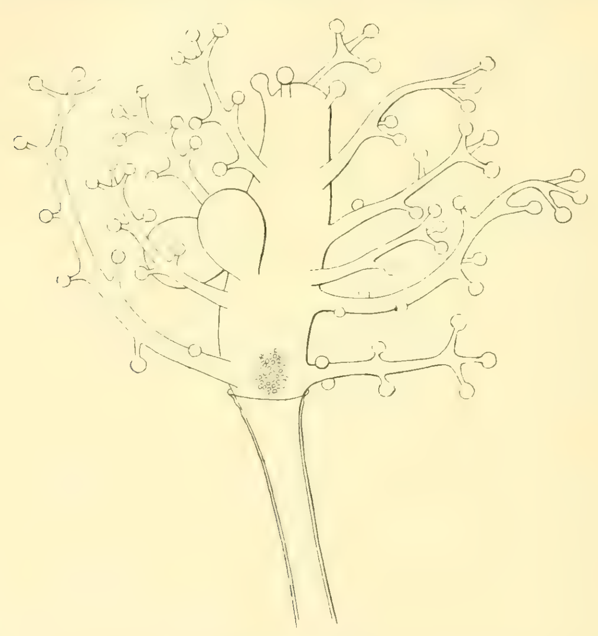
Bau und Entstehungsweise der Blastostyle.

Cladocoryne floccosa gelangte zum ersten Male zur Beobachtung von Rotch, der auch den Namen *Cladocoryne* für die neuentdeckte Gattung schuf. Die erste ausführliche Beschreibung dieses interessanten Polypen, des einzigen, dessen Tentakel verzweigt sind, verdanken wir Du Plessis 1881 (25), der die von Rotch bei Guernesy gefundene Art auch für Neapel nachwies. Du Plessis ließ es sich besonders angelegen sein, die bis dahin unbekannten Fortpflanzungsverhältnisse aufzuklären. Nach seinen Beschreibungen und Abbildungen werden die Gonophoren getragen von Blastostylen, die, verglichen mit normalen Hydranthen, stark reduziert sind. Sie stellen nur noch kolbenförmige Gebilde dar, ohne alle Tentakel oder Reste derselben, sind aber dafür mit zahlreichen Geschlechtsknospen besetzt.

Eine genauere Untersuchung hinsichtlich der Entwicklung der Gonophoren erfuhr *Cladocoryne floccosa* 1883 durch Weismann (34), der sie im Taucheranzug erbeutete. Auch er berichtet von stark reduzierten Blastostylen, erwähnt aber gleichzeitig, daß auch an voll entwickelten Polypen Geschlechtsindividuen auftreten können. Er konnte jedoch nur an männlichen Stöckchen reduzierte Blastostyle beobachten, während

das einzige weibliche Stöckchen, das ihm zur Verfügung stand, keine Reduktion der Blastostyle aufwies. Es gelangten also von WEISMANN nur vollentwickelte Polypen mit Gonophoren zur Beobachtung und solche Geschlechtsknospenträger, die starke Rückbildungen aufwiesen. Übergänge zwischen beiden konnte er nicht konstatieren.

In der neuesten Zeit wurde *Cladocoryne* von KÜHN (19) bezüglich der Gonophorenknospung untersucht. Er stellte fest, daß an seinem



Textfig. 19.

Cladocoryne floccosa. Vollständig entwickelter und entfalteter Hydranth mit seinen typischen verzweigten Tentakeln, zwei Gonophoren tragend. Vergr. 35.

Stöckchen die mit Geschlechtsindividuen besetzten Hydranthen keine Rückbildung erkennen ließen.

Wie man sieht, bildet nach den bisher vorliegenden Beobachtungen *Cladocoryne floccosa* die Knospen sowohl an rudimentären Blastostylen als auch an wohlentwickelten Hydranthen aus, und es liegt die Frage nahe, ob es nicht zwischen diesen beiden Extremen Übergänge gibt. In der Tat konnte ich all die vermuteten Übergänge an zwei von mir in Neapel beobachteten Kolonien nachweisen, und zwar hatte sowohl das männliche als auch das weibliche Stöckchen rückgebildete Gonophorenträger neben normal ausgebildeten. Ebenso wie *Cladocoryne* wegen ihrer verzweigten Tentakel eine besondere Stellung in der

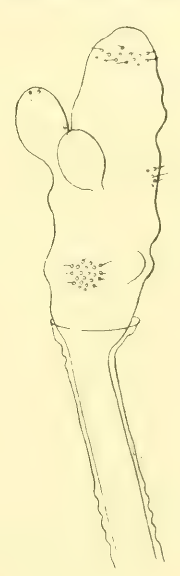
Reihe der Hydroiden einnimmt, so beansprucht sie auch in bezug auf ihre Blastostyle ein besonderes Interesse, insofern sie als eine Form erscheint, bei der sich die Umwandlung vom Polyp zum Blastostyl direkt zu vollziehen scheint.

In Fig. 19 sehen wir einen vollentwickelten Hydranthen mit seinen typischen verzweigten Tentakeln, der in nichts von einem normalen Freßpolypen abweicht, außer daß er durch die Ausbildung von Knospen zum Gonophorenträger geworden ist. Charakteristisch für Coryniden sind die geknöpften Tentakel. Um die Mundöffnung herum steht ein



Textfig. 20.

Cladocoryne floccosa. Hydranth, bereits Rückbildung zum »Blastostyl« zeigend. Verzweigungen der Tentakel nur noch als Knöpfchen auf den Tentakelstummeln angedeutet. Vergr. 40.



Textfig. 21.

Cladocoryne floccosa. Ganz rudimentäres Blastostyl, Körpertentakel nur noch als buckelartige Erhebungen angedeutet; oraler Tentakelkranz fehlend, Mundöffnung geschlossen. Vergr. 40.

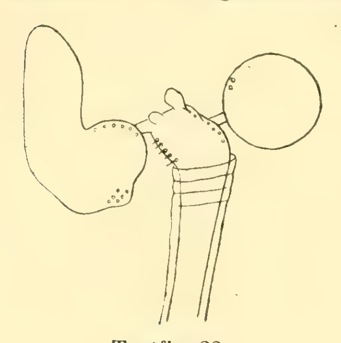
Kranz nicht verzweigter aber ebenfalls geknöpfter Tentakel. Über den ganzen Körper des Polypen finden sich große Nesselzellen verstreut, die besonders am Grunde zu vier dicken Polstern angeordnet erscheinen. Ferner sind natürlich die Tentakelknöpfe nesselzellbewehrt.

Fig. 20 zeigt ein Blastostyl, das bereits deutliche Spuren der Rückbildung erkennen läßt. Der Kranz der einfachen Mundtentakel zwar ist ziemlich unverändert geblieben, die verzweigten Tentakel am Körper des Polypen aber sind rudimentär. Sie stellen nur noch verhältnismäßig kurze Stummel dar, an denen sich spärlich die ehemaligen Seitenzweige

als kleine Knöpfchen nachweisen lassen. Gut entwickelt geblieben sind die vier großen Nesselpolster am Grunde des Blastostyls. Auch die nackten, von keiner Hülle umschlossenen Knospen können eigentümlicherweise Nesselzellen tragen.

Ein noch weiterer Grad der Rudimentation ist in Fig. 21 erreicht. Von der schönen, baumartig verzweigten Form des vollentwickelten Polypen ist nichts weiter übrig geblieben als der kolbenförmige »Rumpf«, an dem wir zwei Geschlechtsknospen ausgebildet sehen. Die Rumpf- und ebenso die Mundtentakel sind vollständig oder fast vollständig verschwunden und nur noch vereinzelt durch kleine Höcker angedeutet.

Das in Fig. 22 abgebildete, ganz bizarr anmutende Gebilde ist wahrscheinlich folgendermaßen zu erklären. Es handelt sich um ein Blastostyl, das sich am Ende seiner »Fruchtzeit«, wenn man so sagen darf, befindet. Nur eine einzige, die letzte Geschlechtsknospe hat es noch hervorgebracht, und zwar ist diese an der Basis hervorgesproßt. Man sieht an diesem unteren Teile auch noch einige Tentakelstummel. Der distale Teil des Blastostylkörpers dagegen ist nach Ablösung der Geschlechtsknospen funktionslos geworden und hat sich als unregelmäßiges Gebilde abgeschnürt, nur noch durch einen dünnen Stiel mit dem unteren Teil des Blastostyls zusammenhängend. Wahrscheinlich wird er bald ganz abfallen, da er für den Stock bedeutungslos geworden ist.



Textfig. 22.
Cladocoryne floccosa. Blastostyl, das sich, wahrscheinlich am Ende der Knospungszeit stehend, teilweise abschnürt. Vergr. 35.

Wie kann man sich nun diese auf den verschiedensten Stufen der Rückbildung befindlichen Blastostyle ontogenetisch entstanden denken? Weismann, der nur vollentwickelte gonophorentragende Hydranthen und ganz rückgebildete Geschlechtsknospenträger beobachtete, nahm an, daß die Blastostyle als solche angelegt werden, und es war ja allerdings auch für ihn der Gedanke einer allmählichen Umbildung eines Hydranthen zum Blastostyl nicht sehr wahrscheinlich. In unserm Falle jedoch ist die Möglichkeit einer ontogenetischen Rückbildung von vornherein nicht von der Hand zu weisen. Die Entwicklung könnte sich etwa so gestaltet haben, daß zuerst ein normaler Polyp mit verzweigten Tentakeln zur Ausbildung gelangte, daß dieser Ge-

schlechtsknospen anlegte und durch den hierdurch bedingten Kräfteverbrauch selbst immer mehr rückgebildet wurde. Die fast vollständige Kette der Übergänge, die wir vor uns sehen, scheint auf diese Entstehungsweise hinzudeuten, und anfänglich war ich auch geneigt, sie für die richtige zu halten.

Ich mußte mich jedoch bald überzeugen, daß sich diese Annahme der kontinuierlichen Rückbildung nicht aufrecht erhalten ließ. Unter den ganz rudimentären Blastostylen gibt es solche, die sich zweifellos auf einem sehr jungen Entwicklungsstadium befinden (Fig. 23). Als sehr jung sind sie außer durch geringe Größe durch das dünne, durchsichtige Periderm des Stieles charakterisiert, das bei älteren, erwachsenen Polypen oder Blastostylen stets sehr viel dicker und undurchsichtig braun ist. Die Deutung dieser jungen Geschlechtsknospenträger als entstanden durch Rückbildung aus älteren, normalen Hydranthen kann demnach nicht richtig sein, und es bleibt nur die andre Annahme übrig, daß sie direkt als solche, d. h. also als bereits reduzierte Blastostyle entstanden sind, ohne etwa den Umweg über vollentwickelte Polypen zu nehmen.



Textfig. 23.
Cladocoryne floccosa. Sehr junges Blastostyl, stark rudimentär, aber nicht ontogenetisch rückgebildet, sondern »als solches« angelegt. Vergr 35.

Die Entstehung der Blastostyle bei *Cladocoryne floccosa* ist deshalb folgendermaßen zu denken. Jedes Stockindividuum hat die Fähigkeit, Gonophoren zu knospen. Je nach der Entwicklungsstufe, auf der sich das betreffende Individuum befindet, je nachdem es sich also um einen Polypen mit bereits verzweigten Tentakeln handelt oder um eine noch junge Stockperson, bei der erst die Tentakel angelegt sind, kommt es zur Ausbildung von Blastostylen mit gutentwickelten Tentakeln bis zu solchen, die nur noch schwache Andeutungen derselben aufweisen.

Diese Deutung würde annehmen, daß der knospende Polyp auf dem Entwicklungsstadium, das er in dem Augenblick, da die erste Knospung eintrat, erreicht hatte, stehen blieb. Er selbst kann zwar noch weiter wachsen, die Bildung so hochkomplizierter Organe jedoch, wie sie die Tentakel vorstellen, kann unterbleiben. Nicht um eine Reduktion im eigentlichen Sinne würde es sich demnach handeln, sondern um eine

Hemmungserscheinung, verursacht durch den für die Knospung der Gonophoren erforderten Mehraufwand von Energie.

Was man als Grund dafür ansehen könnte, daß es auf ganz verschiedenen Entwicklungsstufen der Polypen zur Ausbildung von Geschlechtsknospen kommt, darüber vermag ich nichts zu sagen. Es ließe sich vielleicht an einen bestimmenden Einfluß der einwandernden Geschlechtszellen denken. SEELIGER 1894 (29) behauptet dies in der Tat für *Eudendrium racemosum*, indem er hier die Entstehung eines Blastostyles oder eines Hydranthen, die beide in der Knospenanlage nicht zu unterscheiden sind, von dem Vorhandensein oder Fehlen von Geschlechtszellen abhängig sein läßt. Für *Cladocoryne* kann ein solcher Einfluß nicht in Frage kommen, weil die Geschlechtszellen erst, nachdem die Knospen bereits eine ziemliche Größe erreicht haben, in diesen selbst gebildet werden. Ein bestimmender Einfluß auf die Entstehung eines Blastostyls kommt den Geschlechtszellen aus eben diesem Grunde natürlich erst recht nicht zu.

Eine ähnliche Mannigfaltigkeit der Blastostyle läßt sich nach GOETTE (9) bei den Eudendrienarten feststellen, »eine Variabilität, die von vollkommenen Hydranthen bis zu ganz rudimentären Formen führt«. Sicher jedoch verteilen sich bei *Eudendrium* die Übergänge auf die drei Arten: *Eudendrium rameum*, *E. ramosum* und *E. racemosum*, während bei *Cladocoryne floccosa* an ein und derselben Art die verschiedenen Stufen der Rückbildung sich beobachten lassen. Dies vor allem läßt sie so interessant erscheinen, denn wir haben es hiernach mit einer Form zu tun, bei der sich der Übergang vom Hydranth zum Blastostyl noch im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung verfolgen läßt.

Bei den meisten andern Hydroidenarten hat diese Ableitung der Blastostyle von Hydranthen nur hinsichtlich der Phylogenese einen Sinn. Nur im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung kann man sich die etwa vorhandenen Blastostyle aus vollentwickelten Hydranthen abgeleitet denken.

Ein Beipiel dafür bot sich uns in *Stylactis Pruvoti*. Hier haben die gewöhnlichen sterilen Stockpersonen die Fähigkeit der Knospung verloren, und sie ist allein auf die modifizierten Geschlechtsknospenträger beschränkt. Die Blastostyle sind nun auch von den normalen Polypen schon auf ganz frühen Stadien zu unterscheiden (Fig. $14b_2$, a_3), lange bevor es an ihnen zur Gonophorenknospung kommt. Die Blastostyle werden jetzt in Wirklichkeit als solche angelegt, und es ist jener

interessante Polymorphismus der Einzelindividuen entstanden, für den die *Hydractinia*- und *Podocoryne*-Kolonien ein bekanntes Beispiel liefern.

Leipzig, im Dezember 1913.

Literaturverzeichnis.

1. L. AGASSIZ, Contributions to the Natural History of the Unit. Stat. of America. Boston. Vol. III, IV. 1860—62.
2. ALLMAN, A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. Roy. Soc. London 1871, 72.
3. BONNEVIE, Zur Systematik der Hydroiden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. 1898.
4. BROWNE, A Leptomedusa. In: Proc. Zool. Soc. London 1897.
5. CALKINS, Some Hydroids from Puget Sound. In: Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXVIII. Boston 1897—99.
6. CHUN, Coelenterata. In: BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. II. Abt. 2. 1894—1902.
7. CLARK, Report on the Hydroids collected on the coast of Alaska. In: Scientific results of the exploration of Alaska. Vol. I. Washington 1876.
8. GIARD, Sur l'éthologie du Campanularia caliculata Hincks. In: Comptes Rendus Soc. Biol. Tome V. 1899.
9. GOETTE, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVII. 1907.
10. GROBBEN, Über Podocoryne carnea. In: Arb. zool. Inst. Wien. Vol. II. 1875.
11. HADŽI, Bemerkungen zur Onto- und Phylogenie der Hydromedusen. In: Zool. Anz. Bd. XXXV. 1909.
12. HAECKEL, Das System der Medusen. 1879.
13. HARTLAUB, Die Hydromedusen Helgolands. In: Wissensch. Meeresunters. N. F. Bd. II. Hft. 1. 1896—97.
14. — Die Hydroiden der magalhaensischen Region und chilenischen Küste. In: Zool. Jahrb. Suppl. 6. Fauna Chilensis. Bd. III.
15. — Craspedote Medusen. 1. Teil, 1. u. 2. Liefg. In: Nordisches Plankton. 1911.
16. O. und R. HERTWIG, Der Organismus der Medusen. Jena 1878.
17. HINCKS, A History of the British Hydroid Zoophytes. London 1868.
18. JÄDERHOLM, Northern and Arctic Invertebrates, IV. Hydroiden. In: Kungl. Svenska Vetenskaps. Handlingar. N. F. Bd. XLV. 1909.
19. KÜHN, Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen. In: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XXX. Jena 1910.
20. v. LENDENFELD, Über Cölenteraten der Südsee. IV. Eucopella campanularia nov. spec. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
21. A. G. MAYER, Hydromedusae of the World. 1910.

22. Motz-Kossowska, Contribution à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. I. Hydraires gymnoblastiques. In: Arch. Zool. Expér. (4). Vol. III. 1905.

23. — Contrib. à la connaissances . . . etc. II. Hydraires calyptoblastiques. In: Arch. Zool. Expér. V. Sér. Vol. VI. 1910/11.

24. Müller, H. C. Die Regeneration der Gonophore bei den Hydroiden und anschließende biologische Beobachtungen. Teil I. Athekata. In: Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Org. Bd. XXXVII. Hft. 3. 1913.

25. Du Plessis, Observations sur la Cladocoryne flocceuse. In: Mitt. zool. Stat. Neapel. Vol. II. 1881.

26. Sars, Bidrag til Kundskaben om Mittelhavets Littoral-Fauna. In: Nyt Mag. f. Naturvidensk., 9. Bd. 1857.

27. C. Schneider, Hydropolypen von Rovigno nebst Übersicht über das System der Hydropolypen. In: Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. der Tiere. Bd. X. 1897.

28. Fr. E. Schulze, Über den Bau von Syncoryne Sarsii Lovén und der zugehörigen Meduse Sarsia tubulosa Lesson, Leipzig 1873.

29. Seeliger, Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. 1894.

30. Sigerfoos, A new Hydroid from Long Island Sound. In: The American Naturalist. Vol. XXXIII. 1899.

31. Stechow, Hydroidpolypen der japanischen Ostküste. 1. Teil. Athekata und Plumularidae. In: Abh. Bayr. Akad. Wiss., math.-phys. Kl. Suppl. 1. Abh. 6.

32. Trinci, Di una nuova specie di Cytaeis gemmante del Golfo di Napoli. In: Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1903—04.

33. Vanhöffen, Die Hydroiden der deutschen Südpolarexpedition 1901—03. In: Deutsche Südpolarexpedition 1901—03. Bd. XI. Zool. Bd. III 1910.

34. Weismann, Die Entstehung der Geschlechtszellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel VII.

Fig. 1. *Campanularia compressa.* Längsschnitt durch ein ♀ Gonangium in ziemlich fortgeschrittenem Stadium. Schnittdicke 5 μ. Vergr. 102. *b*, Radialbulbus; *ei*, Eizellen (die sternförmige Gestalt der Kerne ist auf Schrumpfung zurückzuführen); *ex*, exumbrellares Ectoderm; *g*, Gallerte; *h*, Hüllmembran der Medusenknospe; *k*, junge Knospe; *k'*, sehr junge Knospenanlage; *m*, Mantel, *mr*, Mantelröhre; *r*, Radialkanal und dessen bruchsackartige Ausstülpungen; *ri*, Ringkanal; *sb*, subumbrellares Epithel (ectodermal) als Auskleidung der Glockenhöhle, mit quergestreifter Muskulatur; *sb'*, subumbrellares Epithel als ectodermaler Überzug der Ovarien, ohne Muskulatur; *st*, Statocyste; *t*, Tentakel; *v*, Velum.

Fig. 2. *Agastra rubra*, Längsschnitt durch eine ♀ Meduse kurz nach dem Freiwerden. Schnittdicke 3 μ. Vergr. 102. Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 3. *Campanularia compressa.* Längsschnitt durch ein ♀ Gonangium, kurz vor dem Freiwerden seiner größten Medusenknospe. Schnittdicke 5 μ. Vergr. 102. Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 4. *Campanularia compressa.* Längsschnitt durch den Radialbulbus einer ♀ Medusenknospe. Schnittdicke 5 μ. Vergr. 340. *en*, Entodermlamelle, sonst Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 5. *Campanularia compressa.* Längsschnitt durch den interradialen Tentakel einer ♀ Medusenknospe. Schnittdicke 5 μ. Vergr. 340. *en*, Entodermlamelle, sonst Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 6. *Agastra rubra* ♀, das von *Campanularia compressa* aufgeammte Geschlechtstier. Fast völlig abgelaichtes Exemplar, nur an dem einen Ovarium sitzen noch zwei Eizellen; ein abgelöstes Ei im Innern der Glockenhöhle. Die vor dem Ablaichen mit Aussackungen versehenen Radialkanäle haben sich zu unregelmäßigen, wurstförmigen Gebilden umgeformt. Mit Osmium konserviert. Vergr. 68.

Fig. 7. *Stylactis Pruvoti.* Querschnitt durch die aufgeammte ♂ Meduse. Vergr. 187. Schnittdicke 4 μ. *enl*, Entodermlamelle; *g*, Gallerte; *s*, Subumbrellarräume. Der Hoden umgibt in einem geschlossenen Ring das Manubrium. Die Samenzellen liegen auf und zwischen einem sehr feinen Zellnetz, das den Rest der Ectodermbekleidung des Manubriums darstellt. Daß der Hoden in Fig. 7 eine geringere Mächtigkeit aufweist als in Fig. 8, die doch das jüngere Stadium darstellt, liegt neben der verschiedenen Vergrößerung an dem Umstande, daß der Schnitt durch das Manubrium in beiden Figuren nicht in der gleichen Höhe erfolgt ist.

Fig. 8. *Stylactis Pruvoti.* Querschnitt durch eine ♂ Medusenknospe, kurz vor dem Freiwerden. Schnittdicke 5 μ. Vergr. 208. Enorme Entwicklung des Hodens, von dessen ursprünglichen vier Wülsten sich bereits drei ringförmig zusammengeschlossen haben, nur der vierte interradiale Wulst ist noch nicht mit zur Verschmelzung gelangt. Die einzelnen Samenzellen sind etwas zu klein gezeichnet. *en*, Entoderm des Manubriums; *enl*, Entodermlamelle; *ex*, Ectoderm der Exumbrella; *r*, Radialkanal; *sb*, Subumbrellarepithel mit Muskulatur.

Die Sinnesorgane im Innern des Pedicellus von Dytiscus marginalis mit besonderer Berücksichtigung des Johnstonschen Organes.

Von

Richard Lehr.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Marburg.)

Mit 9 Figuren im Text.

Vorliegende Untersuchungen wurden im Anschluß an diejenigen über das in der Subcostalvene der häutigen Flügel von *Dytiscus* gelegene Chordotonalorgan vorgenommen, das in meiner Arbeit über »Die Sinnesorgane der beiden Flügelpaare von *Dytiscus marginalis*« mitbehandelt ist. Sie fügen sich somit in den Rahmen der Untersuchungen über *Dytiscus* ein, die in den letzten Jahren im Marburger Zoologischen Institut an diesem Käfer ausgeführt wurden. Die Arbeit hat speziell den Zweck, unsre Kenntnisse von den Sinnesorganen des *Dytiscus* noch zu vervollständigen.

Von den elf Gliedern der Antenne des *Dytiscus* fallen die beiden basal gelegenen durch ihre Größe und Gestalt vor den andern neun, die die Geißel, den Funiculus, bilden, auf. Aber dieser Unterschied spricht sich nicht nur in diesen groben, äußeren Charakteren, sondern auch in einer Reihe andrer wichtiger Merkmale aus. Wenn das Grundglied, der Scapus, das einzige Glied der Antenne ist, das in seinem Innern Muskeln besitzt, so muß von dem Pedicellus gesagt werden, daß er wie kein andres Glied der Antenne der Sitz der verschiedensten und eigenartigsten Sinnesorgane ist. So betont auch Hochreuther die viel reichere Ausstattung dieses kleinen Verbindungsgliedes mit Hautsinnesorganen, die auf seiner Oberfläche zutage treten. Er beschreibt deren nicht weniger als fünf verschiedene Arten: zwei Felder starrer Sinnesborsten am Grunde des Gliedes, hier und da einzelne Sinneshaare, distalwärts zwei rätselhafte kuppelförmige Organe, schließlich

einen ganz großen, hohlen und zahlreiche massive Grubenkegel unregelmäßig über die ganze Oberfläche des Gliedes verteilt. Wenn nun auch der absoluten Zahl nach die Glieder des Funiculus bedeutend mehr Sinnesorgane auf ihrer Oberfläche erkennen lassen und HOCHREUTHER daher den Satz aufstellt, »daß die Zahl der Sinnesorgane an den einzelnen Gliedern zunimmt, in dem Maße wie sie weiter von der Ansatzstelle der Antenne entfernt liegen«, so ist diese Behauptung einzuschränken, wenn man auch das im Innern des Pedicellus gelegene JOHNSTONsche Organ und die vier in seiner Nachbarschaft befindlichen Chordotonalorgane mit hinzurechnet. Im Hinblick auf dieses Verhalten darf man den Pedicellus ohne weiteres als das interessanteste von sämtlichen Gliedern der Antenne bezeichnen.

1. Das Johnstonsche Organ.

Das im Jahre 1855 von JOHNSTON in der Antenne der Culiciden entdeckte und nach ihm benannte Organ wurde in den Neunzigerjahren von CHILD genauer auf seinen feineren Bau sowie seine Verbreitung bei den Insekten untersucht. CHILD konnte seine Ergebnisse folgendermaßen zusammenfassen: Bei der Mehrzahl der Insektenordnungen findet sich im zweiten Antennenglied ein Sinnesorgan von hoher Entwicklung, das JOHNSTONsche Organ. Dieses Organ besteht im wesentlichen aus Ganglienzellen, welche sich in lange, stäbchenartige Ausläufer fortsetzen oder durch Fasern in Verbindung mit »Stäbchen« stehen. Die Stäbchen endigen zuweilen in Poren der Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Gliede oder an chitinösen Fortsätzen des peripherischen Randes derselben.

CHILD hat das Organ bei fast allen Insektenabteilungen aufgefunden; so hat er auch einen Vertreter der Coleopteren (*Melolontha*) zu seinen Untersuchungen herangezogen und gibt davon in seiner Abhandlung eine Abbildung und eine kurze Beschreibung, die sich im wesentlichen mit der obigen allgemeinen Charakterisierung des Organs deckt: Der Antennennerv entsendet im ersten Drittel des zweiten Gliedes nach allen Seiten Nebenäste und setzt sich dann weiter in den Schaft fort. Diese Stränge verlaufen schräg nach der Seitenfläche des Gliedes und schwellen hier zu einer Ganglienzellenmasse an; diese ziemlich großen Zellen gehen in lange Ausläufer (Stäbchen) über, welche gruppenweise in Poren der Gelenkhaut endigen. Die ganzen Endorgane bilden einen hohlen Cylinder oder richtiger gesagt einen abgestumpften, hohlen Kegel um den centralen Raum und den Schaftnerv.

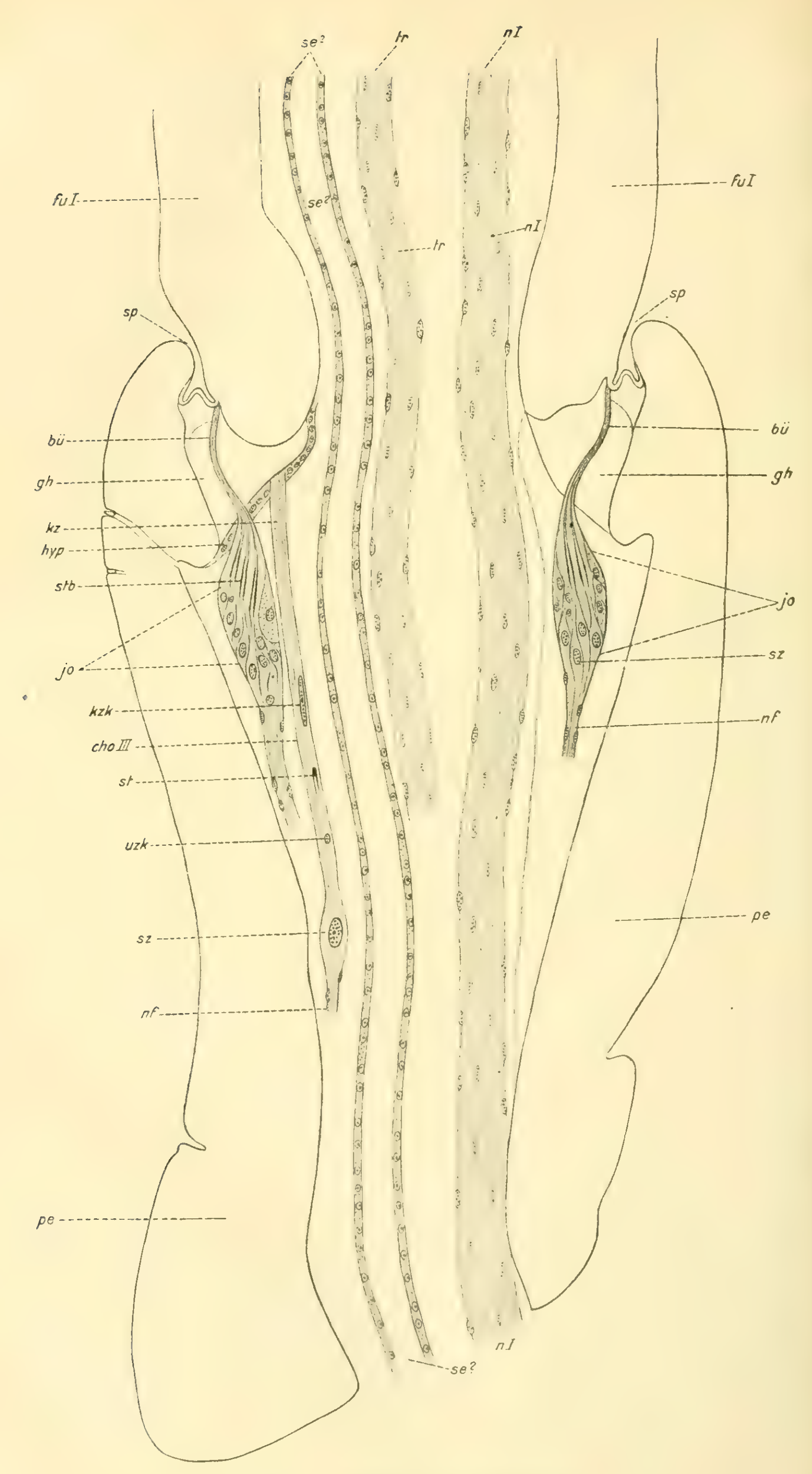


Fig. 1. (Erklärung nebenstehend.)

Seitdem hat dieses Organ keine genauere weitere Bearbeitung gefunden. Nur BERLESE hat wohl Studien darüber angestellt, ohne indessen eine spezielle Arbeit darüber veröffentlicht zu haben; er kommt aber in seinem Insektenwerk auch auf dieses Organ zu sprechen, gibt neben einer kurzen historischen Entwicklung eine allgemeine Charakteristik desselben und führt es schließlich, gestützt auf eine eigne Abbildung, ganz auf den Bau der Chordotonalorgane zurück. Genauer werde ich erst bei meinen eignen Untersuchungen auf diese Verhältnisse eingehen.

Eigne Befunde.

Das zweite Glied der Antenne, der Pedicellus von *Dytiscus* zeigt im großen und ganzen wie die Glieder der Geißel keulenförmige Gestalt (Fig. 1), d. h. am distalen Ende ist es weit offen, am proximalen ziemlich bedeutend verengt. Sowohl das erste wie das dritte Glied der Antenne sind mit dem Pedicellus durch eine Gelenkhaut verbunden. Das proximale Ende des dritten Gliedes paßt genau in das distale Ende des Verbindungsgliedes; die Vereinigung beider wird, wie gesagt, durch einen Gelenkhautring vermittelt (Fig. 1 *gh*), der nach außen hin nur schwach ausgebildet ist, sich aber nach innen bedeutend erweitert und proximalwärts wie distalwärts etwas vorwölbt. An diesen Gelenkhautring setzt auch bei *Dytiscus marginalis* das JOHNSTONsche Organ an und verläuft im Innern der distalen Hälfte des Pedicellus in ähnlicher Weise, wie das von CHILD für *Melolontha* beschrieben worden ist (Fig. 1 *jo*).

Im Innern des Pedicellus finden wir außerdem noch zwei kräftige Nerven (Fig. 1 *nI*, 2 *nI* u. *II*), eine Trachee (*tr*) und noch ein weiteres eigenartiges, röhrenförmiges Gebilde (Fig. 1, 2 *se*?) mit einem sich stark dunkel färbenden Inhalt, über dessen Natur ich mir im Unklaren geblieben bin; vielleicht ist es eine Sehne. Bereits im Scapus hat sich der kräftige Antennennerv in die beiden eben genannten Nervenäste I und II gespalten. Schon im ersten (unteren) Drittel des Pedicellus geben beide Äste in peripherer Richtung nach allen Seiten hin Nervenstränge ab, die sehr bald zum Außenrand des Gliedes streben und hier ziemlich parallel dem Rande distalwärts verlaufen, bis sie am Anfang der distalen Erweiterung des Gliedes in Sinneszellengruppen (Ganglien-

Fig. 1. Längsschnitt durch den Pedicellus und den proximalen Abschnitt des ersten Funiculusgliedes. 175 : 1. *bü*, Bündel; *cho,III*, Chordotonalorgan III; *fuI*, erstes Glied des Funiculus; *gh*, Gelenkhaut; *hyp*, Hypodermis; *jo*, JOHNSTONsches Organ; *kz*, Kappenzelle; *kzk*, Kappenzellkern; *nI*, Nerv I; *nf*, Nervenfaser; *pe*, Pedicellus; *se*?, Sehne?; *sp*, Spalte; *st*, Stift; *stb*, Stäbchen; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellkern; *tr*, Trachee; *uzk*, Umhüllungszellkern.

zellenmasse CHILDS) übergehen (Fig. 1, 2 *sz*, *jo*). Die Sinneszellen bilden bei *Dytiscus* nicht einen wirklich geschlossenen Ring, wie das CHILD bei den verschiedenen Formen, auch *Melolontha* beschreibt, es lassen sich vielmehr in dem Sinneszellenring überall Lücken erkennen, da immer eine mehr oder weniger große Zahl von Sinneszellen zu besonderen Sinnes-

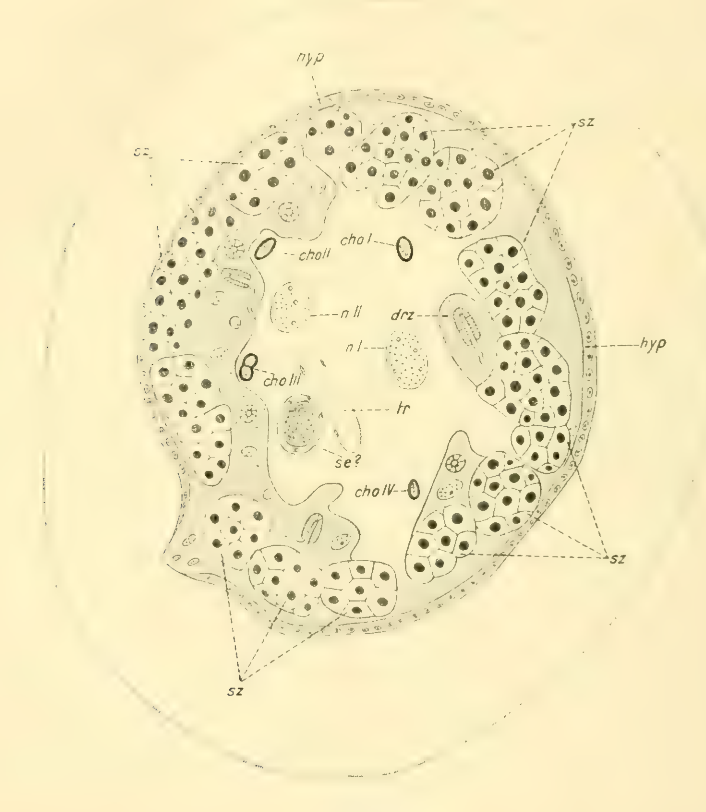


Fig. 2.

Querschnitt durch den Pedicellus in der Höhe der Sinneszellen des JOHNSTONschen Organs. 175 : 1. *chol—IV*, Chordotonalorgan I—IV; *drz*, Drüsenzellen; *hyp*, Hypodermis; *nI—II*, Nerv I—II; *se?*, Sehne?; *sz*, Sinneszelle (des JOHNSTONschen Organs); *tr*, Trachee.

zellengruppen vereinigt sind, wie das auf dem etwas schematisierten Querschnitt Fig. 2 deutlich zu sehen ist (*sz*). Ganz besonders gut zeigen das auch solche Längsschnitte, deren Schnittebene Tangentialebene des Sinneszellenringes ist.

Die Sinneszellen selbst sind von länglicher Form; ihre Längsachse läuft ungefähr der der Antenne parallel. Sie liegen nicht alle

in einer Ebene (Horizontalen) innerhalb der einzelnen Gruppe, sondern wie man auf dem spindelförmigen Längsschnitt durch eine solche Gruppe (Fig. 3 u. 1 *jo*) sieht, beginnen sie proximalwärts mit geringerer Zahl, nehmen nach der Mitte hin an Zahl zu, um schließlich distalwärts wieder abzunehmen. Dadurch kommt eben hauptsächlich die Spindelform des Längsschnitts zustande.

Das periphere Ende jeder Sinneszelle ist in einen langen stäbchenartigen Fortsatz ausgezogen (Fig. 1, 3 *stb*). Mehrere dieser Stäbchen schließen sich zu einem Bündel zusammen, das zunächst durch die dicke Hypodermis dringt, um dann in einem besondern Porus der Gelenkhaut zu verschwinden, durch die man das Bündel bis zum Außenrand hin verfolgen kann (Fig. 1, 3 *bü*).

Aus alledem geht also hervor, daß das Johnstonsche Organ in seiner Gesamtheit auch bei *Dytiscus* einen hohlen Cylinder bis abgestutzten hohlen Kegel um den centralen Raum des Gliedes mit den beiden Nervenästen, der Trachee und Sehne (?) bildet.

Der feinere Bau.

Berlese führt den Bau der einzelnen Sinnesorgane des Johnstonschen Organs in folgender Weise auf die Chordotonalorgane zurück: Der Zellapparat eines Einzelorganes setzt sich wie die Endschläuche der meisten Chordotonalorgane aus drei aufeinanderfolgenden Zellen zusammen: der Sinneszelle, der Umhüllungszelle und der Kappenzelle. Die Sinneszelle wird meist von einem Mantel von Hüllzellen umgeben. Ihr distales Ende verschmälert sich bedeutend zu einem stäbchenartigen Gebilde, das in seinem Innern einen feinen Achsenfaden (Funicolo prossimale Berlese) erkennen läßt. Letzterer beginnt an der äußeren distalen Spitze der Sinneszelle und läßt sich bis kurz vor das distale Ende des eigentlichen Stäbchens verfolgen. Das Stäbchen selbst endigt distalwärts nicht etwa in ein Endknöpfchen (vgl. Stifte der Chordotonalorgane), sondern verschmälert sich zu einem feinen Faden (Funicolo distale Berlese), der durch die Hypodermis und Gelenkhaut bis zum äußeren Körperchitin verläuft, ohne letzteres selbst zu durchdringen. In dem Stäbchen, bzw. dem feinen Achsenfaden haben wir naturgemäß das eigentliche Nervenende zu erblicken. Diese beiden wichtigen Elemente werden daher auch in besonderer Weise von zwei äußerst langgestreckten Zellen, der Umhüllungszelle und weiter distalwärts der Kappenzelle, etwa ebenso wie die Stifte der Chordotonalorgane von den gleichnamigen Zellen eingehüllt.

Fig. 3 zeigt uns die Verhältnisse dieser Einzelorgane bei *Dytiscus*

im Längsschnitt. Wir sehen, wie ganz unten ein feiner Nervenast (*nf*) zu der weiter distal gelegenen Sinneszellengruppe läuft und seine Fasern in die einzelnen Sinneszellen sendet. Dicht aneinandergeschmiegt finden wir die schmalen langgestreckten Sinneszellen (*sz*), die nur von sehr wenig Hüllzellen umgeben werden. Deutlich setzen sich drei von ihnen in das stäbchenartige Gebilde fort (*stb*); dabei geht die Wand der Sinneszelle allmählich in die des Stäbchens über. Das Stäbchen ist an und für sich ein röhrenförmiges Gebilde — hier in der Figur allerdings nur im optischen Längsschnitt zu sehen —, das sich zunächst etwas erweitert, indem dabei zugleich seine Wand etwas an Stärke zunimmt, dann für ein längeres Stück die gleiche Breite und Wandstärke zeigt, um endlich sich immer mehr zu einem Faden zu verschmälern. Die Wand des Stäbchens ist im Vergleich zu der der Sinneszelle recht dick, sodaß es uns, abgesehen von der starken Lichtbrechung seiner Wand, auch schon derentwegen immer gleich deutlich auffällt. Im Innern des Stäbchens läßt sich bald mehr, bald weniger deutlich ein

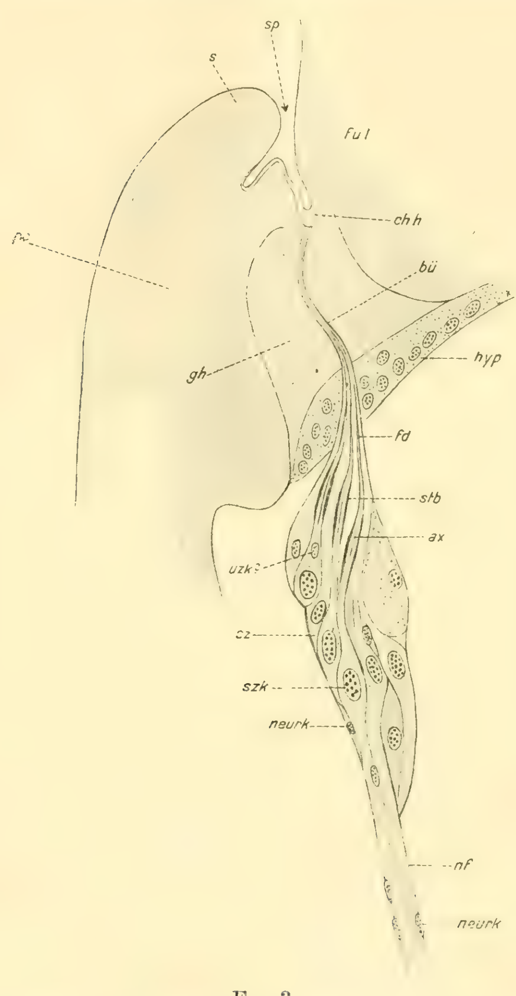


Fig. 3.

Längsschnitt durch das JOHNSTONsche Organ. 310 : 1. *ax*, Achsenfaden; *bü*, Bündel; *chh*, Chitinhäutchen; *fd*, Funicolo distale; *fuI*, erstes Glied des Funiculus; *hyp*, Hypodermis; *nf*, Nervenfaser; *neurk*, Neurilemmkern; *pe*, Pedicellus; *s*, distaler Chitinrand des Pedicellus; *sp*, Spalt zwischen Pedicellus und erstem Funiculusglied; *stb*, Stäbchen; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellkern; *uzk?*, Umhüllungszellkern; *gh*, Gelenkhaut.

feiner Achsenfaden (Funicolo prossimale BERLESE) [*ax*]) erkennen. Unsre Abbildung zeigt uns drei dieser Stäbchen mit ihren fadenförmigen distalen Fortsätzen (Fig. 3, *fd*). Wir sehen, wie die drei zu einem Bündel vereinigt zunächst die dicke Hypodermis (*hyp*) und dann die gesamte Gelenkhaut (Fig. 1, 3 *gh*) in gebogener Linie durchsetzen, um endlich an der inneren Wand einer feinen Chitinlamelle (Fig. 3 *chh*), die das Körperchitin des Pedicellus über die Gelenkhaut hin mit dem Chitin des ersten Funiculusgliedes verbindet, sich anzuheften. Dieses dünne Chitinhäutchen springt wegen seiner großen Sprödigkeit äußerst leicht (man kann sagen in den allermeisten Fällen) von dem weichen Chitin der Gelenkhaut ab und gibt uns dann oft Trugbilder, die uns die Klarstellung dieser Verhältnisse außerordentlich erschweren.

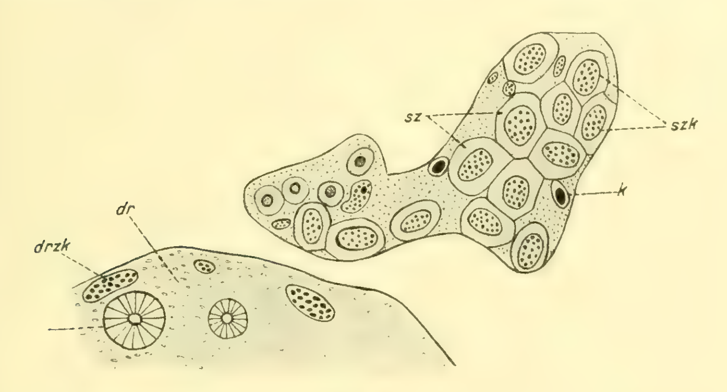


Fig. 4.

Querschnitt durch eine Partie des JOHNSTONschen Organs in der Höhe der Sinneszellen. 567 : 1. *dr*, Drüsengewebe; *drzk*, Drüsenzellkern; *k*, Zellkern; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellkern.

Diese letzteren Erörterungen führen uns dazu, an der Hand unsrer Fig. 3 auch etwas Genaueres über den Bau der hier in Betracht kommenden Chitingebilde mitzuteilen. Das Körperchitin des Pedicellus läuft auf unserm Längsschnitt (Fig. 3) distalwärts in eine abgerundete Spitze (*s*) aus. Zwischen dieser und dem proximalen Teile des dritten Gliedes erkennt man einen tiefen Einschnitt (Fig. 1, 3 *sp*), der sich proximalwärts gabelt, so daß hier auf unserm Schnitt eine Chitinspitze die beiden Einbuchtungen von einander trennt. Übertragen wir diese Befunde an Längsschnitten auf das Gesamtobjekt, so ergibt sich etwa folgendes: In der Grenzzone von Pedicellus und dem dritten Antennengliede laufen zwei kreisförmige, konzentrische Furchen herum und mit ihnen ein Chitinringwall, der sie beide von einander trennt. Den Boden beider Furchen ebenso wie die äußere Umkleidung des Walles bildet

die bereits erwähnte, sehr dunkel gefärbte, feine Chitinlamelle (Fig. 3*chh*). Nur die dem dritten Gliede genäherte Furche steht mit dem JOHNSTONschen Organ in Verbindung. Die Fig. 3 zeigt uns deutlich, wie an dem innern Rande der Chitinlamelle (*chh*) im Grunde dieser Furche das Bündel der distalen Stäbchenfortsätze ansitzt. Auch BERLESE beschreibt in demselben Zusammenhang eine solche Einbuchtung im Körperchitin (Introflessione tubulare).

Aber Längsschnitte allein vermögen uns keinen vollständigen

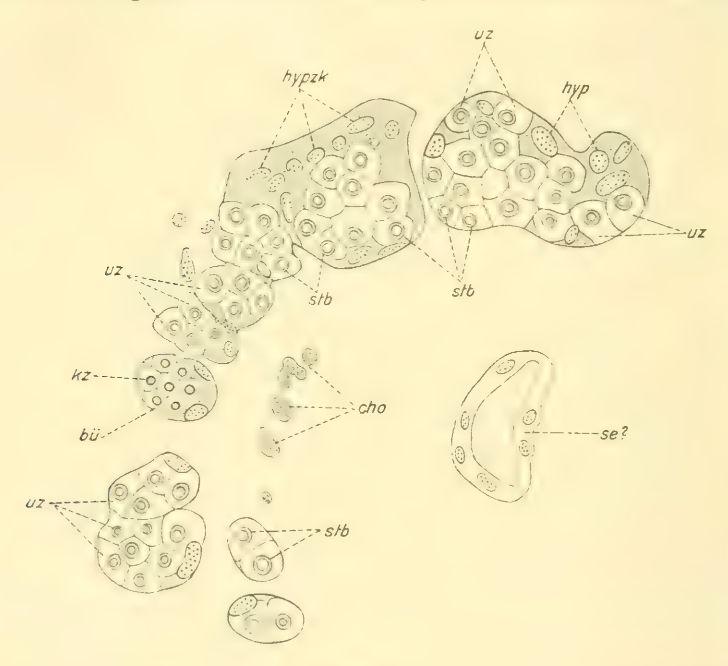


Fig. 5.

Querschnitt durch einen Teil des JOHNSTONschen Organs in der Höhe der Stäbchen. 576 : 1. *bü*, Bündel; *cho*, Chordotonalorgan; *hyp*, Hypodermis; *hypzk*, Hypodermiszellkern; *kz*, Kappenzelle; *se?*, Sehne?; *stb*, Stäbchen; *uz*, Umhüllungszelle.

Aufschluß über den feineren Bau des JOHNSTONschen Organes zu geben, es sind dazu vielmehr auch Querschnitte unerläßlich. Fünf in proximal-distaler Richtung aufeinanderfolgende Querschnittsbilder sollen uns daher das Bild vervollständigen (Fig. 4—8). Der erste Schnitt ist in der Zone der Sinneszellen geführt (Fig. 4); er bringt uns nichts wesentlich Neues: er zeigt uns nur, wie sich die Sinneszellen infolge ihres dichten Zusammenschlusses gegenseitig polygonal abplatten, er bestätigt auch wieder das fast vollständige Fehlen von Hüllzellen. Auffallend sind nur einzelne wenige Zellen mit sehr intensiv gefärbten

Kernen, über deren Bedeutung ich nichts zu sagen vermag (*k*). Von einer feinen Membran scheinen mir die einzelnen Sinneszellengruppen, ebenso wie weiter distalwärts die Bündel der Stäbchen, bzw. Umhüllungszellen (?) nach außen hin abgeschlossen zu sein.

Der zweite Schnitt (Fig. 5) ist in der Höhe der Stäbchen geführt: Während auf dem Längsschnitt (Fig. 3) auch nicht die geringsten Spuren von Zellgrenzen in der Zone der stäbchenartigen Gebilde zu erkennen waren, lassen sich hier doch wenigstens mit einer guten Immersion, wenn auch nicht überall so deutlich, wie es Fig. 5 zeigt, feine Grenzlinien zwischen den die Stäbchen umhüllenden Zellen feststellen (Umhüllungszelle BERLESEs [*uz*]). Freilich zeigt sich auch hier wie auf dem Längs-

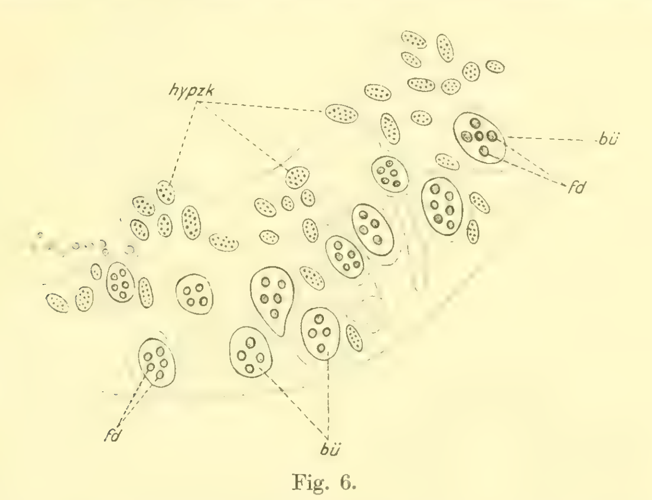


Fig. 6.

Querschnitt durch einen Teil des JOHNSTONschen Organs in der Höhe der Hypodermis. 576 : 1
bü, Bündel; *fd*, Funicolo distale (distaler Stäbchenfortsatz); *hypzk*, Hypodermiszellkern.

schnitt nur äußerst selten ein Zellkern in dieser Umhüllung der Stäbchen, den man als Kern der Umhüllungszelle oder Kappenzelle auffassen müßte. Ich bin deswegen nicht in der Lage, sicher anzugeben, ob die Stäbchen und ihre distalen Fortsätze bei *Dytiscus* von Zellen eingeschlossen werden, wie das BERLESE für die Nymphe von *Vespa* beschreibt. Es lag nicht in meiner Absicht, eingehendere, etwa entwicklungsgeschichtliche Studien über dieses Organ bei *Dytiscus* anzustellen, sondern ich wollte nur eine Beschreibung desselben bei der fertigen Imago geben. Schon bei Jungkäfern würde man wohl über diese Verhältnisse besseren Aufschluß bekommen. Die Stäbchen selbst erscheinen uns auf diesem Schnitt als kreisrunde, kräftige Ringe (*stb*); die einzelnen Organe sind indessen von zu geringer Größe, als daß ich

mit Sicherheit in diesen Ringen den Durchschnitt des feinen Achsenfadens hätte erkennen können.

Der folgende Schnitt (Fig. 6) zeigt, wie die Stäbchen sich bereits zu feinen Fäden (*fd*) verjüngt haben und zu engen Bündeln (*bü*), die von einer Hülle umgeben werden, zusammengetreten sind. Die Zahl der zu einem Bündel vereinigten Fäden schwankt zwischen drei bis neun. Zahlreiche Hypodermiszellkerne lassen uns erkennen, daß wir uns in der Zone der dicken Hypodermis befinden, die sich auf der Innenseite der Gelenkhaut hinzieht.

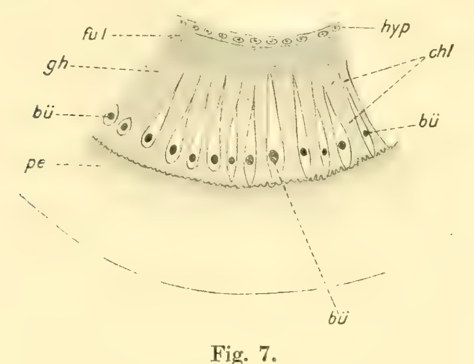


Fig. 7.

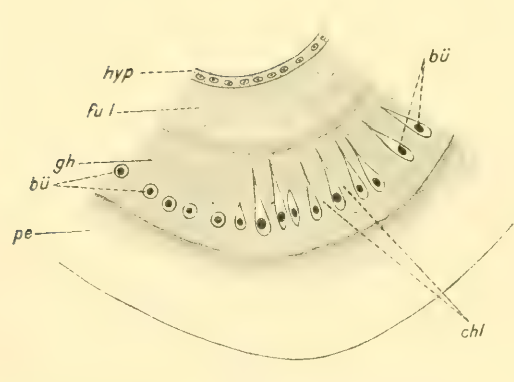


Fig. 8.

Zwei Querschnittbilder durch einen Teil des JOHNSTONschen Organs in der Höhe der Gelenkhaut (in proximal-distaler Reihenfolge). 372 : 1. *bü*, Bündel; *chl*, Chitinlamelle; *fuI*, erstes Funiculusglied; *gh*, Gelenkhaut; *hyp*, Hypodermis; *pe*, Pedicellus.

Die beiden folgenden Schnitte sollen uns den Verlauf der Bündel durch die Gelenkhaut demonstrieren (Fig. 7 und 8). Alle Teilfäden (*fd* in Fig. 6, 3) eines jeden Bündels sind nun zu einem kräftigen Bündelfaden (*bü*) unter einander verschmolzen; ich konnte wenigstens bei ihnen nicht mehr die Zahl der Teilfäden feststellen.

Der erste dieser beiden Schnitte (Fig. 7) bietet unserm Auge ein ganz eigentümliches Bild, was wir nach dem Längsschnitt (Fig. 3) nicht erwartet hätten: Die Gelenkhaut wird nicht einfach wie die Hypodermis von den Bündeln durchbohrt, sie hat sich vielmehr hier in viele feine Lamellen (*chl*) zerlegt, um in den dazwischen entstandenen Spalten die Bündel (*bü*) aufzunehmen, und zwar in jedem Spalt ein Bündel. Die Chitinlamellen zeigen sich aber nur in der proximalen Hälfte der Gelenkhaut, distalwärts schwinden sie allmählich, bis die Gelenkhaut

schließlich nur noch feine Poren zur Aufnahme der Bündelfäden in sich erkennen läßt (Fig. 8 links). Es liegt auf der Hand, anzunehmen, daß durch diese Einrichtung den einzelnen Bündeln bei der Bewegung dieser Antennenglieder ein gewisser Schutz geboten wird, insofern ihnen dabei ein weitgehenderes Ausweichen ermöglicht wird.

Über die etwaige Funktion dieses äußerst interessanten und einzig in seiner Art dastehenden Sinnesorganes — einzig in seiner Art, insofern als bisher an keiner andern Stelle am Insektenkörper sonst noch Organe von gleichem oder ähnlichem Bau gefunden worden sind — muß allerdings zugegeben werden, daß hinsichtlich seiner Deutung mindestens ebenso große Schwierigkeit besteht als bei den atympanalen Chordotonalorganen oder auch den kuppelförmigen Organen. Die wenigen Autoren, die bisher über das Johnstonsche Organ gearbeitet haben, schließen sich, was die Deutung anbelangt, dem Entdecker an, der es als Gehörorgan bezeichnete. Es ist aber, was die Deutung der Sinnesorgane anbelangt, sicherlich mancher Mißgriff getan worden, zumal sich viele neuere Autoren nur die anatomische Behandlung der Organe herausgriffen.

Freilich bin ich nun leider auch nicht in der Lage, etwas Positives über die Funktion dieses Organes aussagen zu können. Vielleicht könnten uns aber folgende neueren Befunde einen gewissen Anhaltspunkt zur etwaigen Deutung geben: Die oft gestellte Frage, ob eigentlich Schmetterlinge hören, ist erst in allerneuster Zeit von Stobbe auf Grund seiner angestellten Versuche bejaht worden. Zwar brachte dieser Forscher es nicht fertig, den Sitz des Gehörs selbst genau festzustellen, aber er zweifelt auch nicht daran, daß die Antenne frei von Gehörempfindung sei, obwohl längst bekannt ist, daß sich auch bei den Schmetterlingen im Pedicellus das Johnstonsche Organ wohl entwickelt vorfindet. Ich meine, den Stobbeschen Versuchen nach läßt sich nicht ohne weiteres den Antennen jede Gehörfunktion absprechen. Wenn die Entfernung der Antennen keinen wesentlichen Einfluß auf die Gesamtgehörwahrnehmung des Tieres ausübte, so folgte eigentlich noch nicht daraus, daß damit die Antennen jeder Gehörfunktion entbehrten, sondern nur daß sie jedenfalls nicht der Hauptsitz dieser Art von Empfindung seien. Freilich erscheint mir bei der erheblichen Größe und sonstigen guten Ausbildung des Johnstonschen Organes der Stobbesche Nachweis doch dafür zu sprechen, diesem Organ keine eigentliche Gehörfunktion zuzuerkennen, es müßte sich doch wohl sonst sein Fehlen bei den Versuchen bemerkbar gemacht haben. Mir persönlich will aber auch schon ganz abgesehen davon diese Art der Deutung

dem ganzen Bau des Organes nach, namentlich seiner Anheftung am äußeren Körperchitin nach, nicht sonderlich einleuchten. Ich möchte es daher vorläufig der Gruppe von Sinnesorganen zuweisen, von deren Funktion man sich bis jetzt noch keine sichere Vorstellung machen kann und schließlich nur zum Nachdenken über die Frage anregen, ob es nicht viel näher liegt, auch dem JOHNSTONschen Organe ähnlich wie den atympanalen Chordotonalorganen, mit denen es zweifellos viel Verwandtes zeigt, eine auf Zug beruhende Funktion zuzuschreiben.

2. Die Chordotonalorgane im Pedicellus von Dytiscus.

JOHNSTON beschrieb, wie schon einmal erwähnt, bereits im Jahre 1855 das eigentliche nach ihm benannte JOHNSTONsche Organ in der Antenne der Culiciden. Später nahm diese Untersuchungen, wie BERLESE meint, LEYDIG wieder auf, insofern er in dem entsprechenden Antennengliede der Larve von *Dytiscus* ein Organ mit sechs Stiften und dem des *Telephorus* ein solches mit 14 Stiften fand. Meinen Befunden nach haben diese Sinnesorgane nichts mit dem JOHNSTONschen Organ zu tun, sondern sie stellen ganz selbständige Chordotonalorgane neben dem JOHNSTONschen Organ dar.

Sowohl bei der Imago von *Telephorus* als auch *Dytiscus* fand ich zufällig bei der genaueren Untersuchung des JOHNSTONschen Organes mehrere, und zwar bei *Dytiscus* vier Chordotonalorgane im Innern des Pedicellus. CHILD, der doch so zahlreiche Formen auf diese Verhältnisse hin untersucht hat, erwähnt nichts von Chordotonalorganen. Nur in einem kurzen Nachtrag zu seiner Arbeit teilt er noch mit, daß er nunmehr in dem JOHNSTONschen Organe einer Fliege Stifte gefunden habe, die ganz an die Hörstifte erinnerten. Er glaubte, damit den feineren Bau der stäbchenartigen Gebilde ergründet zu haben und das JOHNSTONsche Organ auf die Chordotonalorgane zurückführen zu dürfen. Höchstwahrscheinlich hat er aber dabei nur die selbständigen Chordotonalorgane im Pedicellus gesehen und mit dem JOHNSTONschen Organe zusammengebracht.

Freilich können die Chordotonalorgane im zweiten Gliede der Antenne wegen ihrer geringen Zahl von Endschläuchen, bzw. Stiften leicht übersehen werden. Ich würde sie ebenfalls wohl kaum bemerkt haben, wenn mir nicht zufällig einmal einer der charakteristischen Stifte ins Gesichtsfeld gekommen wäre. Lange Zeit glaubte ich das Vorkommen von Chordotonalorganen im Pedicellus auf dieses eine zufällig von mir entdeckte Organ beschränken zu müssen. Erst bei dem Versuch, die genauere Lage dieses Organes im Pedicellus festzu-

stellen, gelang es mir, auch die andern drei bereits oben erwähnten Chordotonalorgane dazu zu finden.

Die beiden Übersichtsbilder für das JOHNSTONsche Organ (Fig. 1 u. 2) geben uns gleichzeitig auch Aufschluß über Bau und Lage der vier Chordotonalorgane. Auch hier entsenden die beiden Antennennerven wieder im untersten Drittel des Pedicellus, und zwar der Zahl der Organe entsprechend, vier feine Nervenäste, die zunächst nach dem Außenrande des Gliedes streben und dann mit den Chordotonalorganen in Verbindung treten. Die Lage der Organe ist ziemlich konstant bei verschiedenen Exemplaren. Wie aus Fig. 2 deutlich ersichtlich, wird der eigentliche Blutkanal des Pedicellus von einem dicken Mantel bestehend aus Hypodermis, dem JOHNSTONschen Organe und großen Anhäufungen von Drüsengewebe umhüllt. Ziemlich dicht an den inneren Rand dieses Mantels schmiegen sich unsre vier Chordotonalorgane an, der Längsachse der Antenne folgend, während die beiden Nerven, die Trachee und Sehne (?) mehr in der Mitte des Blutraums verlaufen. Alle vier Chordotonalorgane heften sich schließlich an dem distalen inneren Rande der Gelenkhaut, noch etwas distal von den Durchbohrungen derselben durch die Bündel des JOHNSTONschen Organs an (Fig. 1 *gh*).

Am besten läßt sich ihre Lage im Raum in bezug auf die beiden Äste des Antennennerven (*n I*, *n II*), die Trachee (*tr*) und Sehne (*se*?) angeben. Sie sind ziemlich gleichmäßig über den äußeren Rand des Blutkanals verteilt, so daß ihre fortlaufende Verbindungslinie auf einem Querschnitt (Fig. 2, 9) die Form eines unregelmäßigen Vierecks ergibt. Das eine der Chordotonalorgane (*cho III*) erblicken wir in nächster Nähe der Sehne (*se*?) etwas seitlich verschoben, Chordotonalorgan II liegt mehr neben dem Nerven II, Chordotonalorgan I zwischen Nerv II und Nerv I, bedeutend näher allerdings bei letzterem, Chordotonalorgan IV endlich mehr in der Nachbarschaft von Trachee und Nerv I. Je zwei dieser Organe liegen sich ungefähr gegenüber (*cho I* und *cho III*, *cho IV* und *cho II*); die Verbindungslinien von je zwei gegenüberliegenden Organen (also *cho I* u. *cho III*, *cho IV* u. *cho II*) stehen annähernd senkrecht aufeinander.

Unter Heranziehung der auf der Oberfläche des Gliedes liegenden Hautsinnesorgane, die natürlich auch auf meinen Längs- wie Querschnitten getroffen waren, wurde es mir schließlich möglich, die genauere Lage der vier Organe auch in bezug auf Streck- und Beugeseite, Dorsal- und Ventralseite des Pedicellus festzustellen. Ganz besonders eigneten sich dazu der große hohle Grubenkegel, die beiden kuppelförmi-

gen Organe und die zwei Gruppen Sinnesborsten an der Basis des Gliedes, die sämtlich bereits an anderer Stelle erwähnt wurden. Auf Fig. 9 habe ich z. B. zur Orientierung den großen hohlen Grubenkegel, der ziemlich genau die Richtung der Beugeseite angibt, an die entsprechende Stelle hingesetzt.

Danach liegt also Chordotonalorgan III auf der Beugeseite, Chordotonalorgan I auf der Streckseite des Pedicellus. Die beiden noch übrig bleibenden Organe verteilen sich so auf die andern Seiten, daß Chordotonalorgan IV auf die Ventralseite, Organ II auf die Dorsalseite

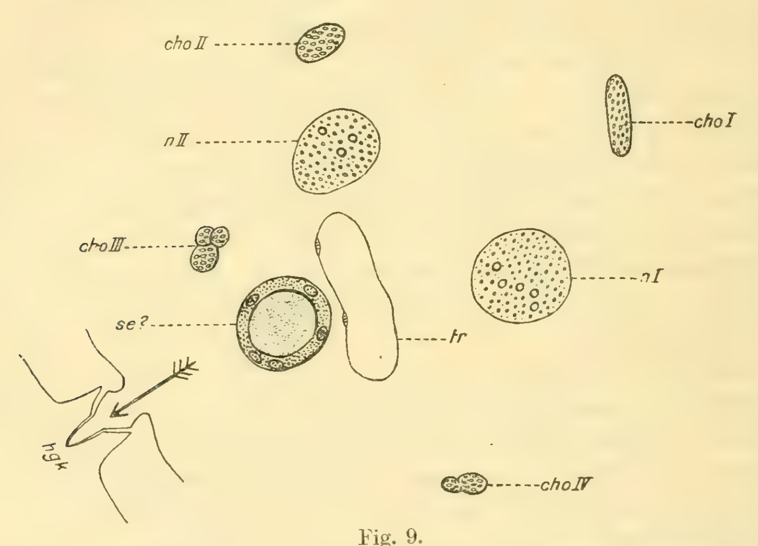


Fig. 9.

Innere Partie eines Querschnitts wie Fig. 2 (zur Orientierung mit hohlem Grubenkegel). 372 : 1. *cho I—IV*, Chordotonalorgan I—IV; *hgk*, hohler Grubenkegel; *nI—II*, Nerv *I—II*; *se?*, Sehne?; *tr*, Trachee.

zu liegen kommt. Auf die Wichtigkeit dieses Befundes, nämlich die gleichmäßige und ordnungsgemäße Verteilung der vier Organe im Raum, werden wir bei Besprechung der etwaigen Funktion näher zu reden kommen müssen.

Im feineren Bau unterscheiden sich die einzelnen Organe nicht wesentlich von einander: alle setzen sich aus etwa zwei bis drei Scolopophoren (Endschläuchen) zusammen. Ihre Länge kommt ungefähr der des halben Gliedes gleich, ist also recht bedeutend.

Die Endschläuche selbst zeigen keine großen Abänderungen gegen die gleichen Organe in der Flügelbasis. Die Sinneszelle zeichnet sich vielleicht durch bedeutendere Größe ihres Kerns (*szk*, Fig. 1) und

den dickeren Mantel von Hüllzellen aus. Die Grenzen zwischen Sinneszelle (*sz*) und Umhüllungszelle (*uz*), sowie die zwischen Umhüllungszelle und Kappenzelle (*kz*) waren auf meinen Präparaten nicht zu erkennen, indessen zeigt ein kleiner, rundlicher Kern (*uzk*) die Region der Umhüllungszelle, ein äußerst langgestreckter, schmaler Kern die der Kappenzelle (*kzk*) an. Auch die Stifte (*st*) selbst lassen genau dieselbe Form erkennen wie die gleichen Gebilde im Chordotonalorgan der Flügel. Nur die Kappenzelle (*kz*) verdient wohl besondrer Erwähnung wegen ihrer Länge und eigentümlichen Struktur. Zwar liegt auch hier im allgemeinen der langgestreckte Kern dieser Zelle nicht viel weiter von der Stiftspitze entfernt als bei den Endschläuchen im Flügel, aber während dort dann auch bald die Kappenzelle durch ihre Anheftung am Integument ihr Ende erreicht, hat sie hier noch ein großes Stück zurückzulegen, bis sie sich an der Gelenkhaut befestigt. Aber nicht nur diese riesige Länge der Kappenzelle, sondern auch die eigenartige Struktur ihres Innern gibt zu denken Anlaß. Wenn schon bei den Endschläuchen der Flügel auf eine feinstreifige, faserige Struktur des Inhalts der Kappenzellen aufmerksam gemacht wurde, so tritt uns das hier in noch viel weitgehenderem Maße entgegen, zeigt sich doch oft schon auf Längsschnitten ein deutlicher Zerfall des distalen Teils der Kappenzelle in einzelne bräunlich gefärbte Fasern, die ganz einen chitinösen Eindruck machen. Ich erinnere hier noch mal an die im Anschluß an die Besprechung der Funktion des Chordotonalorgans im Flügel mitgeteilten Befunde Rádls, die uns Ähnliches über einzelne Chordotonalorgane bringen.

Was nun endlich die Frage nach der Funktion dieser vier Chordotonalorgane anbelangt, so läßt sich natürlich ebensowenig Sicheres als über die des Johnstonschen Organs aussagen. Jedenfalls möchte ich hier noch mal ganz besonders auf das schon an andrer Stelle über die Funktion der Chordotonalorgane Gesagte verweisen, wonach wir in den einfachen Organen dieser Art, womit wir es hier zweifellos zu tun haben, mehr statische Organe, und zwar zur Wahrnehmung der Eigenbewegung des Körpers dienende Sinnesapparate zu erblicken haben. Dies letztere ist hier um so plausibler, insofern als die vier Organe in den vier für die Bewegung der Antenne in Betracht kommenden Richtungen (Beuge-, Streck-, Ventral- und Dorsalseite) angebracht sind. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß sie beim Heben und Senken, Strecken und Beugen der Antenne in Funktion treten.

Posen, im Oktober 1913.

Literaturverzeichnis.

A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

A. Berlese, Gli insetti. Volume primo. Mailand 1909.

Child, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zool. Anz. 17. Jahrg. 1894.

— Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. 1894.

H. Euscher, Das Chitinskelett von Dytiscus marginalis. Diss. Marburg 1910.

V. Graber, Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX u. XXI.

R. Hochreuther, Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. Hft. 1. 1912.

G. Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI. 1910.

R. Lehr, Die Sinnesorgane der beiden Flügelpaare von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CX. Heft 1. 1914.

Fr. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Müllers Archiv für Anatomie, Physiologie usw. 1855.

E. Rádl, Über das Gehör der Insekten. Biol. Ctrbl. Bd. XXV. 1905.

R. Stobbe, Über das abdominale Sinnesorgan und über den Gehörsinn der Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Noctuiden. Berlin Sitzber. Nat.-Forsch. 1911. 8.

R. Vogel, Über die Chordotonalorgane in der Wurzel der Schmetterlingsflügel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912.

Beitrag zur Kenntnis von Perigonimus Cidaritis Weismann und Gemmaria implexa var. neapolitana Hargitt.

Von

Erich Brückner.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 24 Figuren im Text und Tafel VIII und IX.

Inhalt.

Einleitung.

Während eines dreimonatlichen Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel, der mir dank der liebenswürdigen Verwendung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. Chun-Leipzig, im Frühjahr 1912 ermöglicht wurde, nahm ich Gelegenheit, die äußerst interessante und reichhaltige Hydroidenfauna des Golfes zu studieren. Aus der Fülle des Materials, das mir infolge der günstigen Jahreszeit, während der die Untersuchungen ausgeführt wurden, zur Verfügung stand, seien zwei Formen herausgegriffen, die ich meinen Ausführungen zugrunde legen möchte: *Perigonimus Cidaritis* Weismann und *Gemmaria implexa* var. *neapolitana* Hargitt. Wenn auf diese beiden Arten meine Wahl fiel, so geschah dies aus der Überzeugung heraus, daß gerade hier eine eingehende Bearbeitung am Platze sei. Außerdem stellten sich den Beobachtungen früherer Autoren gegenüber einige Abweichungen heraus, die späterhin Erwähnung finden werden.

Ich untersuchte die beiden Genera nach den verschiedensten Richtungen hin, stellte biologische, morphologische und entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen an. Mein Hauptinteresse galt jedoch histologischen Erörterungen; namentlich wurden die Nesselzellen von *Gemmaria* eingehenden Studien unterworfen, wozu sich gerade dieses Objekt wegen der Reichhaltigkeit und Größe der Cniden in vorzüglicher Weise eignet.

Bevor ich zum eigentlichen Thema meiner Arbeit schreite, ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Chun für die Anregung zu dieser Arbeit und sein stetes Interesse, das er meinen Untersuchungen in so liebenswürdiger Weise entgegenbrachte, meinen Dank auszusprechen. Auch Herrn Privatdozent Dr. Steche bin ich für die För-

derung meiner Arbeit verbunden. Meine Untersuchungen wurden fernerhin wesentlich erleichtert durch die weitgehende Unterstützung, die mir von seiten der Zoologischen Station zuteil wurde. Für das rege Interesse, das die Neapler Herren, insbesondre Herr Professor Dr. Cerruti, an meinen Studien nahmen, indem sie unermüdlich für Beschaffung des Materials Sorge trugen, sei auch ihnen bestens gedankt.

Technische Vorbemerkungen.

Ehe ich zum ersten Teil meiner Arbeit, der Beschreibung von *Perigonimus Cidaritis* Weismann übergehe, sei es mir gestattet, einige kurze Bemerkungen technischer Art vorauszuschicken. Ein großer Teil der Beobachtungen wurde am lebenden Material angestellt. Die Kolonien, die, soweit dies möglich war, auf ihrem natürlichen Sitz belassen wurden, fanden in größeren Schalen Aufnahme, die täglich mit frischem, gleichtemperierten Seewasser versehen wurden. Trotz der veränderten Lebensbedingungen hielten sich die Polypen ausgezeichnet und knospten in reichem Maße Geschlechtstiere, die sich nach kurzer Zeit als wohlentwickelte Medusen loslösten. Als Nahrung wurden ihnen Nauplien von *Balanus perforatus* gereicht, die sehr gern angenommen wurden. Weit schwieriger gestalteten sich die Verhältnisse bei den Medusen. Auch sie wurden zu wenigen vereint in besonderen Gefäßen aufbewahrt und täglich in frisches Seewasser gebracht. Während die Polypen jedoch reichlich Nahrung zu sich nahmen und sehr gut gediehen, war die Nahrungsaufnahme der Medusen eine äußerst spärliche, sodaß die Tiere nur kurze Zeit am Leben erhalten werden konnten.

Als Konservierungsmittel wurde hauptsächlich ein Gemisch von Sublimat und Eisessig in warmer oder kalter Lösung angewandt, nachdem vorher die Objekte durch Zusatz weniger Tropfen einer 1%igen Chloralhydrat- oder Cocainlösung betäubt worden waren. Auch 1%ige Osmiumsäure und Flemmings starkes Gemisch wurden mit Erfolg zur Anwendung gebracht. Wenn es sich darum handelte, die äußere Form der Medusen gut zu erhalten, so benutzte ich zum Abtöten 10%ige Formollösung und führte die Tiere nach kurzer Zeit in 2—3%iges Formol über. In Alkohol schrumpften die konservierten Polypen und Medusen zumeist stark zusammen. Diesem Übelstande suchte ich dadurch abzuhelfen, daß ich die zarten und empfindlichen Objekte ganz langsam in der Alkoholreihe aufwärts führte. Das Verfahren bewährte sich recht gut und gab namentlich bei der Überführung des Materials

aus absolutem Alkohol in Benzol oder Nelkenöl zufriedenstellende Resultate.

Die feineren Objekte wurden zwecks besserer Orientierung und Schnittführung in Nelkenöl-Collodium eingebettet; bei größeren wurde die einfache Paraffinbehandlung zur Anwendung gebracht.

Als Färbemittel benutzte ich Hämalaun, DELAFIELDS Hämatoxylin und HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Letzteres leistete mir ganz vorzügliche Dienste und lieferte namentlich bei der Färbung der Nesselzellmuskulatur recht gute Bilder. Alle drei Farbstoffe wurden mit Orange kombiniert, das bekanntlich die Stützlamelle in prägnanter Weise färbt.

Teil I.

Perigonimus Cidaritis Weismann.

1. Historisches.

Kein Geringerer als WEISMANN (28) berichtet in seiner berühmten Abhandlung über »Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen« das erstemal von dieser interessanten Form, die er im Frühjahr 1882 im Golf von Neapel, 30 bis 35 m tief, auf den Stacheln von *Cidaris papillata* entdeckte. DUPLESSIS (9) erwähnt bereits 1880 einen *Perigonimus*, der ebenfalls *Cidaris papillata* besiedelte. Er hielt ihn jedoch für identisch mit einer von ALDER beschriebenen Form und nannte ihn deshalb »*Perigonimus linearis* Alder«. WEISMANN vermutet, daß der französische Forscher auch *Perigonimus Cidaritis* vor sich hatte und nur verkannte, daß eine neue Species vorlag. Seiner Meinung nach stimmt diese Form mit der ALDERschen keinesfalls überein, sondern stellt eine neue Species dar, für die er nach ihrem häufigsten Wohnsitz auf *Cidaris* den Namen *Perigonimus* »*Cidaritis*« vorschlägt. Zweifellos hat der Neapler Hydroid, den WEISMANN auffand, nichts mit dem ALDERschen Polypen gemeinsam, beide weichen vielmehr in verschiedenen Punkten erheblich voneinander ab. Insbesondre fehlt der englischen Species die für *Perigonimus Cidaritis* so charakteristische Schlammhülle, die alle Teile der Kolonie überzieht. Außerdem weisen die Geschlechtstiere markante Unterschiede auf, die eine Vereinigung beider Formen kaum zulassen dürften. Besitzt doch die Meduse von *Perigonimus Cidaritis* vier wohl ausgebildete, verzweigte Mundgriffel am Manubrium, die der ALDERschen Qualle vollkommen fehlen. Fraglich ist jedoch, ob WEISMANNS und DUPLESSIS' Kolonien als identisch bezeichnet werden dürfen. Sollte der französische Forscher diese Unterschiede gänz-

lich übersehen haben? Dies erscheint mir wenig glaubhaft. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß es doch Stöckchen von *Perigonimus linearis* waren, die seinen Untersuchungen zugrunde lagen, da er sonst wohl sicher die abweichenden Charaktere erwähnt hätte. Aus der kurzen Beschreibung, die er von der Form gibt, kann man keinesfalls schließen, daß die WEISMANNsche Species vorgelegen hat. Es macht mir den Eindruck, als sei WEISMANN vor allem dadurch bestimmt worden, die beiden Hydroiden für identisch anzusehen, weil sie auf demselben Tiere angesiedelt waren. Leider habe ich versäumt, *Cidaris papillata* auf Polypen hin zu untersuchen. Es wäre doch sehr wohl denkbar, daß auf diesem Echinoiden mehrere *Perigonimus*-Formen vorkommen, wie ich dies beispielsweise bei *Aphrodite aculeata* feststellen konnte, wo neben *Perigonimus Cidaritis* noch Kolonien von *Perigonimus repens* seßhaft waren. Ich glaube darum nicht fehlzugehen in der Annahme, daß das Verdienst der Entdeckung von *Perigonimus Cidaratis* nicht DUPLESSIS, sondern WEISMANN gebührt.

Die Exemplare, die meinen Untersuchungen zugrunde lagen, stammen ebenfalls aus dem Neapler Golf und wurden in einer Tiefe von 50—150 m angetroffen, wo sie den Polychät *Aphrodite aculeata* besiedelten. Die Kolonien stimmen im wesentlichen mit denen WEISMANNs überein und dürften mit ihnen identisch sein. In einigen wenigen Punkten nur haben sich kleine Abweichungen herausgestellt, die Erwähnung finden werden.

Was die verwandtschaftlichen Beziehungen der Neapler Form zu andern Species dieses Genus anlangt, so steht der Hydroid zweifellos *Perigonimus vestitus* Allman (1) am nächsten, der sich gleichfalls durch den Besitz einer schützenden Schlammhülle auszeichnet und noch in manchen andern Charakteren mit ihm übereinstimmt. Auch die Geschlechtstiere ähneln sich in gewisser Hinsicht. Vor allem teilt die Meduse von *Perigonimus vestitus* mit der Neapler Qualle den Besitz von vier Mundgriffeln, was von keiner weiteren Species dieser Art bekannt ist. Die englische Meduse besitzt jedoch nur zwei opponiert stehende Tentakel, während die Neapler deren vier aufzuweisen hat. Außerdem sind bei der ALLMANschen Form die Mundarme am Manubrium der Qualle stets einfach und nie verzweigt.

Diese wichtigen Unterschiede sprechen sicher gegen eine Vereinigung der beiden Individuen, so verlockend sie auf den ersten Blick auch scheinen mag. Sie müssen vielmehr unbedingt auseinandergehalten und getrennt werden. Wie sich die Neapler Form mit ihren mannig-

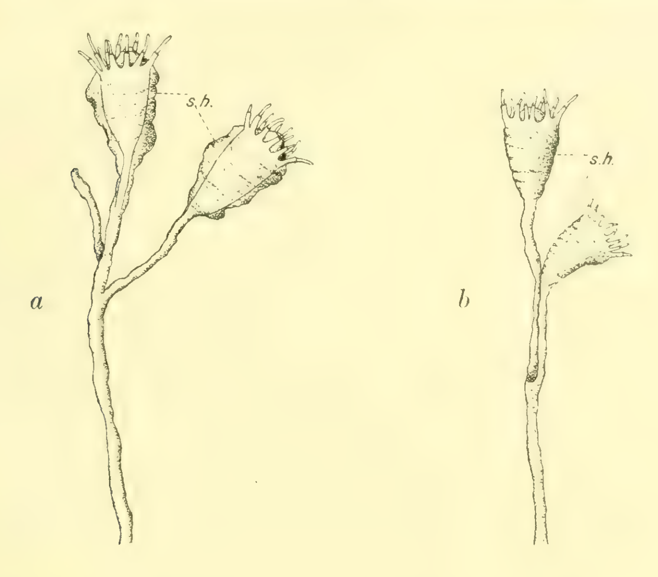
fachen Abweichungen in das System der Polypen und Medusen einreihen läßt, soll am Schlusse erörtert werden.

2. Biologie.

Die Kolonien von *Perigonimus Cidaritis* wurden, wie schon einmal erwähnt, auf dem polychäten Anneliden *Aphrodite aculeata* aufgefunden. Sie stellen büschelförmige, einfache oder verzweigte Stöckchen dar, die ausnahmslos auf der Ventralseite des Wurmes sitzen und hier kleine Rasen von $^1/_4$ bis $^1/_2$ qcm Fläche bilden. Sehr gern siedeln sie sich zwischen den Parapodien an und nehmen, von den Borsten des Wurmes umgeben, eine äußerst geschützte Stellung ein, sodaß sie selbst dem geübten Auge leicht verborgen bleiben. Alle Teile des Stockes sind mit einer kontinuierlichen, in ihrer Stärke sehr variablen Hülle von lehmbrauner Farbe inkrustiert, die aus feinen Schlammpartikelchen besteht, in die hier und da gröbere Bestandteile eingeschlossen sind (Textfig. 1 *s.h.*). Auffallend ist allerdings die große Konsistenz des Schlammkleides, das sich selbst mechanischen Eingriffen gegenüber als äußerst widerstandsfähig erweist. Bereits Weismann (28) vermutete, daß das Ectoderm der Kolonie eine klebrige Substanz abzusondern vermöge, durch die die einzelnen Teilchen miteinander verbunden werden. Auch ich bin unbedingt der Ansicht, daß ein bindendes Secret abgeschieden wird. Wie wäre es sonst verständlich, daß die Schlammpartikel so fest zusammenhalten und die ganze Kolonie in gleicher Weise überziehen! Spezifische Drüsenzellen hierfür habe ich nicht auffinden können; wahrscheinlich ist jede Ectodermzelle in der Lage, geringe Mengen dieser Kittsubstanz abzusondern. Mit dem Periderm dürfte diese Hülle keinesfalls identisch sein. Diese Schicht ist hier außerdem noch vorhanden und stellt eine, wenn auch nur sehr dünne und zarte Lage dar, die in gleicher Weise Hydrorhiza und Hydrocaulus umschließt, ohne jedoch auf den Hydranthenkörper selbst überzugehen.

Auch die Polypenköpfchen sind mit dieser Schlammschicht überzogen (Textfig. 1 *a* u. *b*, *s.h.*), und selbst die zarten Medusenknospen weisen fast stets eine wenngleich bedeutend dünnere Kruste auf. Interessant ist, daß sogar die Tentakel etwa bis zur Hälfte ihrer Länge mit einem schützenden Futteral umgeben sind. In kontrahiertem Zustande werden sie vollständig in diese Hüllen zurückgezogen und sind gegen eventuelle Fährnisse, die der Sitz des Hydroiden auf der Ventralseite des Wurmes mit sich bringt, gefeit. Kurz, die ganze Kolonie ist in der vorzüglichsten Weise gepanzert und den eigentümlichen lokalen

Verhältnissen wohl angepaßt. Es liegt eine biologische Erscheinung vor, die uns in anschaulicher Weise das Zusammenleben und Aufeinanderangewiesensein von Tieren im Haushalt der Natur vor Augen führt und uns mit den Vorkehrungen bekannt macht, die sie im Kampf ums Dasein zur Erhaltung ihrer Existenz zu treffen vermögen. Der Annelid lebt, wie bekannt sein dürfte, auf dem Meeresgrunde und bevorzugt namentlich schlammigen und sandigen Boden, in dem er sich zeitweise sogar vergräbt. Diesen ungünstigen Ansiedelungsbedingungen hat sich der Polyp in geschickter Weise anzupassen gewußt, indem er



Textfig. 1 *a* und *b*.
Perigonimus Cidaritis Weismann. Verschiedenartige Ausbildung des Schlammpanzers. Ungefärbte Totalpräparate. Vergr. 14.

sich mit einer ihn schützenden Hülle umgab. Wäre er nicht mit diesem Schlammkleide bedeckt, würde er an diesem Platze wohl kaum bestehen können, sondern bald dem Untergang geweiht sein. Die Hülle ist übrigens, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte, für die Kolonie durchaus keine Fessel, sondern läßt den einzelnen Polypen völlige Bewegungsfreiheit. Ich konnte Tiere beobachten, die ungeachtet des Panzers, der sie umgibt, die kühnsten Bewegungen ausführten, ein Zeichen dafür, daß es sich wahrscheinlich um eine schleimig-gelatinöse Masse handelt, welche die Schlamm- und Sandteilchen zusammenhält.

3. Die Architektonik der Kolonie.

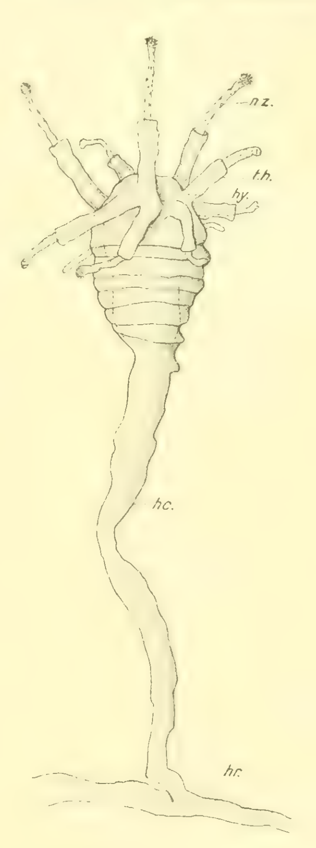
Es wurde bereits erwähnt, daß die Polypen von *Perigonimus Cidaritis* einfache oder verzweigte Stämmchen darstellen, die in kurzen Abständen vom Wurzelgeflecht entspringen. Die Verzweigungsweise ist wie bei allen athekaten Formen eine racemöse. Der erste Polyp bleibt Haupthydranth und gibt seine endständige dominierende Stellung nicht auf. Wie die meisten *Perigonimus*-Species, so bildet auch die Neapler Form keine reich verzweigten Stöckchen, sondern die Polypen bleiben niedrig und erreichen eine durchschnittliche Höhe von $5^1/_2$ mm. Es handelt sich zumeist um Stämmchen, die ein- oder mehrmals gegabelt sind; die Seitenhydranthen gehen in einem Winkel von 30—40° vom Hauptstamm nach oben ab. Eine gesetzmäßige Anordnung der Zweige ist nicht vorhanden; die Äste verbreiten sich vielmehr nach allen Richtungen hin. Doch nicht immer sind die Polypen verzweigt; sehr oft bleiben sie einfach und erheben sich unregelmäßig hin- und hergebogen von der Hydrorhiza. Diese Einzelhydranthen dürfen keinesfalls durchweg für junge Individuen angesehen werden, die sich erst später zur Verzweigung anschicken. Der größte Teil von ihnen bleibt vielmehr dauernd unverzweigt. Ich konnte die Beobachtung machen, daß namentlich Polypen, die Medusenknospen sprossen, zu diesem unverzweigten Typ gehören (Taf. VIII, Fig. 1). Allerdings weisen gelegentlich auch verzweigte Stöckchen Geschlechtstiere auf, aber bei weitem nicht so häufig und in so reichem Maße wie die Einzelpolypen. Die Knospungszone für Medusen wie Polypen liegt an derselben Stelle. Beide entspringen kurz unterhalb des Polypenhalses, d. h. da, wo das keulenförmige Köpfchen des Hydranthen allmählich in den dünneren Stiel übergeht. An der Hydrorhiza treten niemals Knospen von Geschlechtsindividuen auf.

4. Der Ammenpolyp.

Ich wende mich jetzt zur Beschreibung des Polypen und beginne mit einer ganz kurzen Charakteristik der Hydrorhiza. Die Stöckchen, die eine Höhe von 3—7 mm aufweisen, entspringen in ungleichen Abständen einem engmaschigen Wurzelgeflecht. Die Hydrorhiza stellt kein regelmäßiges Netzwerk dar, sondern ist ein buntes Durcheinander von Fäden, die teils durch echte Anastomosen miteinander kommunizieren, teils bloß äußerlich durch Überbrückungen und Kreuzungen verbunden sind. Für gewöhnlich sind die Stolonen drehrund und nur

da, wo sie an der Unterlage angeheftet sind, durch Abplattung oder Einbuchtungen dem jeweiligen Relief angepaßt.

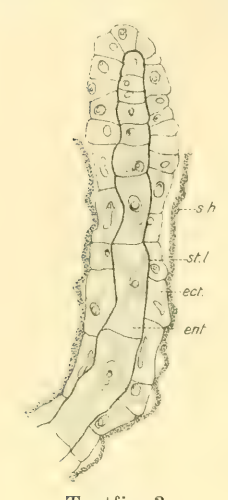
Die lehmbraunen Polypenköpfchen werden von langen, in ihrer Stärke wenig variierenden Stielen getragen, von denen sie sich zumeist deutlich absetzen (Taf. VIII, Fig. 1). Ihre Größe ist weiten Schwankungen unterworfen und hängt vom Kontraktionszustande der Hydranthen sowie den Ernährungsbedingungen ab, unter denen sich die Einzeltiere befinden. Ferner spielt das Alter der betreffenden Individuen natürlich hierbei eine Rolle. Der endständige Primärhydranth ist für gewöhnlich kräftiger entwickelt und von bedeutend größerem Umfang als die später gesproßten Seitenhydranthen. Die Messungen, die ich diesbezüglich anstellte, schwankten zwischen 0,45—0,70 mm Länge bei einem größten Dickendurchmesser von 0,30—0,41 mm. Die Köpfchen sind keulenförmig und von gedrungener Gestalt. Sie bestehen aus einem trichterförmigen basalen Teil, der aus sechs bis acht mehr oder minder deutlich sichtbaren Ringen zusammengesetzt ist (Textfig. 2), und dem konisch zugespitzten Hypostom (*hy.*), das sich ziemlich scharf absetzt und an seinem terminalen Pol die kleine Mundöffnung trägt. Am Grunde der Proboscis entspringen die fadenförmigen, in einem Kranze angeordneten Tentakel. Sie gehen ziemlich steil nach oben ab und sind, soweit sie in ausgestrecktem Zustande aus ihrer Schutzhülle hervorragen, mit zahllosen kleinen Nesselzellen (*n.z.*) besetzt, die in warzenförmigen Wülsten nach allen Richtungen vorspringen und spiralig angeordnet erscheinen. Die Zahl der Fangarme bewegt sich in den weitesten Grenzen. Für gewöhnlich sind 12 Tentakel vorhanden; die Kolonien wiesen aber auch Individuen mit nur 6, andre wiederum mit 16 Tentakeln auf. Exemplare mit 20 Armen, wie sie WEISMANN zur Verfügung standen, habe ich nie auffinden können,



Textfig. 2.

Perigonimus Cidaritis Weismann. Totalpräparat eines voll entfalteten Polypen. Vergr. 22. Ungefärbt.

vielmehr zählten bereits Polypen mit mehr als 12 Tentakeln zu Seltenheiten. Es läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß die Zahl der Arme mit dem Alter zunimmt. Die jungen Polypen haben für gewöhnlich nur 6 Tentakel, während die älteren Hydranthen weit mehr besitzen.



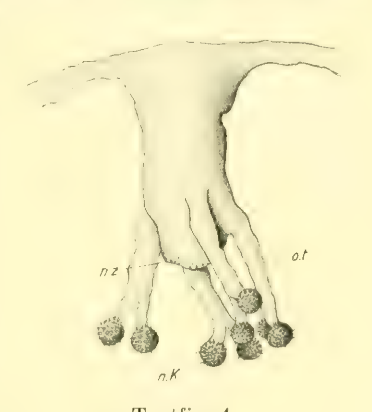
Textfig. 3.
Perigonimus Cidaritis Weismann. Längsschnitt durch einen Tentakel des Polypen, der ebenfalls mit einer Schutzhülle umgeben ist (*s.h.*). Vergr. 430. Heid.-Häm.

Es wurde bereits anfangs erwähnt, daß das Köpfchen von einer Schutzhülle aus Schlamm und Sand eingeschlossen ist, die sich auch auf die Proboscis erstreckt und nur die Mundöffnung freiläßt. Dieser Panzer ist äußerst variabel (vgl. Textfig. 1 *s.h.*). Bald ist er dünn und bildet nur einen gleichmäßigen, zarten Überzug, den man mit der Hydrotheka der Thekaten vergleichen könnte, bald wird er durch ein dickes, unregelmäßig gebeultes Schlammpolster gebildet. Hier liegt die Hülle dem Ectoderm dicht auf, dort steht sie weit von ihm ab. So kommt es, daß die Hydranthen oft ein abenteuerliches, groteskes Aussehen erlangen und zuweilen so dicht mit Schlamm bedeckt sind, daß es schwer fällt, sie auf den ersten Blick als Polypen anzusprechen. Auch die Tentakel (Textfig. 3) sind mit einer solchen Hülle umgeben, die sie, einem Futteral oder einer Manschette gleich, bis zur Hälfte ihrer Länge einschließen kann. Bei der geringsten Störung werden sie blitzschnell in die Schlammröhrchen zurückgezogen, und auch die Mundöffnung verschwindet alsbald innerhalb des schützenden Panzerkleides.

5. Die Meduse.

Die kleine Qualle (Taf. VIII, Fig. 2) erreicht eine durchschnittliche Größe von 0,75 mm Höhe und 0,65 mm Breite. Zur Zeit der Loslösung von der Amme ist sie annähernd kugelig gestaltet und nimmt erst später eine typische Glockenform an. Der Schirm ist farblos und durchsichtig und auf seiner exumbrellaren Seite mit zahlreichen, unregelmäßig verstreut stehenden Nesselzellen besetzt. Das Manubrium hingegen zeigt eine lebhafte Schattierung, die vom Orangegelb bis zu einem tiefen Braun hinüberspielen kann. Auch die vier Randwülste sind intensiv gefärbt und tragen bald eine orangefarbene, bald schwach rötliche Pigmentierung zur Schau. Vom oberen Pol des Manubriums gehen vier einfache Radiärkanäle (*r. c.*) aus, die auffallend eng und

schmal sind und schwach hellbraun gefärbt erscheinen. Die radial angeordneten Tentakelbulben (*t. b.*) sind äußerst kräftig entwickelt, haben kugelförmige Gestalt und entbehren des Ocellus. Sie entsenden vier wohlausgebildete, ziemlich kurze Tentakel, die mit zahlreichen Nesselbatterien bewaffnet sind. Das Manubrium ist zylindrisch, erweitert sich in seinem distalen Teile etwas und endet, flach konisch zugespitzt, mit der kleinen Mundöffnung. Ein Stielkanal ist nicht vorhanden. Etwas oberhalb des Mundes entspringen vier lange, einmal dichotom verzweigte Oraltentakel (Textfig. 4 *o.t.*). Jeder der beiden Seitenäste trägt an seinem Ende eine knopfförmige Auftreibung, die zahlreiche kleine Nesselzellen enthält (*n.K.*). Der Magen hängt etwa bis zur Hälfte in die Glockenhöhle hinab. Im Ectoderm des Manubriums sind unregelmäßig verstreut kleinste Wehrorgane gelegen. Sie treten namentlich im unteren Teile des Magenrohres häufiger auf und bilden hier einen schmalen Nesselring, der die Mundöffnung umgürtet (*n.z.*). Von sehr kräftiger Beschaffenheit ist das Velum. Es ist ziemlich breit und im Ruhezustande meist nach innen eingeschlagen.



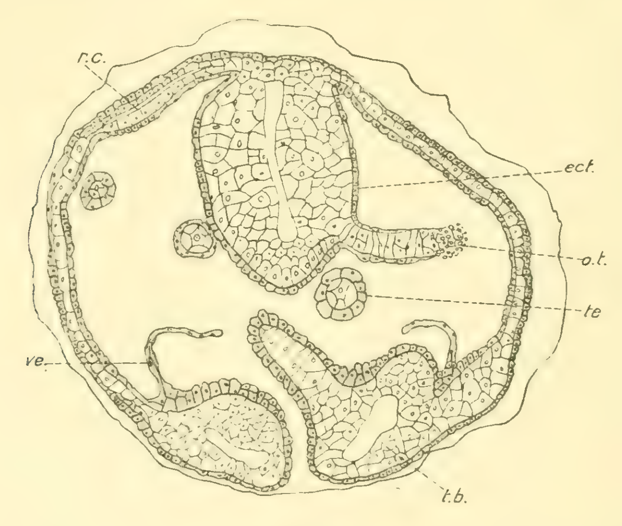
Textfig. 4.
Perigonimus Cidaritis Weismann. Manubrium einer älteren Meduse, bei der alle vier Mundarme gegabelt sind. Totalpräparat. Vergr. 225. Ungefärbt.

Gonaden sind bei den jungen Medusen noch nicht vorhanden. Auch die älteren Exemplare schickten sich, wahrscheinlich infolge ungünstiger Lebensbedingungen, nicht zur Bildung der Geschlechtsprodukte an. Ich bin daher leider nicht in der Lage, hierüber Angaben zu machen.

6. Die Knospung der Geschlechtsgeneration.

Der größte Teil der Kolonien, die im März aufgefunden wurden, trug bereits zahlreiche Knospen von Geschlechtsindividuen der verschiedensten Entwicklungsstufen. Die Medusen entspringen, wie bereits erwähnt wurde, in der Knospungszone, die gleich der für die Seitenhydranthen kurz unterhalb des Polypenköpfchens gelegen ist. Sie treten stets einzeln auf und sitzen an ziemlich langen Stielen, die nach beliebigen Richtungen abgehen können (Taf. VIII, Fig. 1 *g. K.*). Für gewöhnlich trugen die Polypen überhaupt nur eine einzige Medusen-

knospe; selten kommen an ein und demselben Hydranthenstiel mehrere Geschlechtsindividuen vor, die in kurzen Abständen übereinander angeordnet sind. Sie folgen in diesem Falle dem WEISMANNschen »Gesetz der Verschiebung der Knospungszone« nach aufwärts, dem ja auch die sprossenden Seitenhydranthen unterworfen sind. Die jüngste Medusenknospe sitzt dem Polypenköpfchen stets am nächsten und sproßt oberhalb der älteren aus dem Hydranthenstiel hervor. Auch anormale Knospung findet zuweilen statt. In Fig. 1, Taf. VIII ist ein Stöckchen abgebildet, wo die jüngere Knospe (*j. k.*) unterhalb der weiterentwickelten älteren (*a. k.*) sitzt. Derartige Abnormitäten im Wachstum mögen



Textfig. 5.

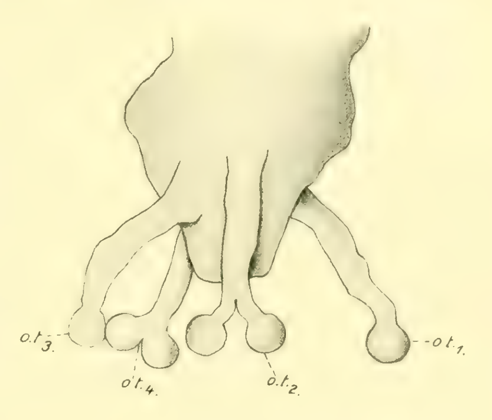
Perigonimus Cidaritis Weismann. Längsschnitt durch eine ältere Geschlechtsknospe. Das Manubrium enthält keine Keimzellen im Ectoderm. Vergr. 210. HEID.-Häm.

durch eine starke Verbreiterung der sonst schmalen, ringförmigen Knospungszone hervorgerufen werden. Solche Unregelmäßigkeiten im architektonischen Bau wurden übrigens schon bei andern Species des Genus *Perigonimus* beobachtet. Am auffallendsten sind sie bei *Perigonimus muscoides*, wo nach SARS die Medusenknospen nicht nur an den Hydranthenstielen, sondern zuweilen direkt am Hauptstamm gesproßt werden.

Die Bildung der Meduse verläuft ganz normal. Sie nimmt ihren Ursprung aus einem Glockenkern, aus dem wiederum die geräumige Glockenhöhle hervorgeht. Die Tentakel stellen zunächst vier dicke Wülste dar, die allmählich zapfenförmig in das Lumen der Höhle vor-

dringen und sich aus Mangel an Platz schließlich umbiegen. Auch das Manubrium entsteht auf die bekannte Weise, indem es von unten her in die Glockenhöhle hineinwächst. WEISMANN (28) behauptet, daß die Medusen bereits kurze Zeit vor ihrer Loslösung von der Amme Keimzellen im Ectoderm des Manubriums enthalten sollen. Er hält das äußere Keimblatt für mehrschichtig und spricht die tieferen Lagen dieser epithelialen Wucherung als Keimzellen an. Auch ich habe vor der Loslösung stehende Quallen daraufhin untersucht, bin aber zum entgegengesetzten Resultat gekommen. Das Ectoderm des Magens aller untersuchten Objekte war durchweg einschichtig (Textfig. 5 *ect.*) und wies keine Verdickungen auf, in denen Keimzellen enthalten waren. Keinesfalls werden diese Elemente, wie WEISMANN behauptet, bereits in der Medusenknospe angelegt, sondern dürften weit später erst, d. h. nach dem Freiwerden der Qualle zur Entwicklung kommen.

Die vier Mundgriffel, die der Meduse von *Perigonimus Cidaritis* eigen sind, werden verhältnismäßig spät gebildet. So kommt es, daß die Geschlechtstiere frei werden, ehe sie voll entwickelt sind. Die Mundarme der erwachsenen Qualle sind, wie bereits in Fig. 4, S. 455 gezeigt wurde, dichotom gegabelt. Dieses Merkmal fehlt den jungen Tieren zunächst. Meist sind die Oraltentakel der Medusen bei der Loslösung vom Stock noch völlig unverzweigt, oder nur zwei opponiert stehende Griffel weisen erst das charakteristische Merkmal auf, was dafür sprechen würde, daß die Anlage dieser Gebilde nicht gleichzeitig vor sich geht (Textfig. 6 *o.t.*). WEISMANN (28) erwähnt in der kurzen Diagnose, die er von der Species gibt, nichts von einer Verzweigung der oralen Anhänge. Ich muß daher annehmen, daß ihm dieses Merkmal entgangen ist oder die Tiere nach ihrer Loslösung von der Amme nicht länger beobachtet wurden. Er hätte sonst kaum das für die systematische Stellung der Meduse so wichtige Charakteristikum unerwähnt gelassen. Allerdings werden gelegentlich die Zweige der



Textfig. 6.

Perigonimus Cidaritis Weismann. Manubrium einer eben frei gewordenen Qualle. Nur zwei opponiert stehende Mundgriffel sind verzweigt ($o.t._2$ und $o.t._4$). In Nelkenöl aufgehelltes Totalpräparat. Vergr. 450. Ungefärbt.

Mundgriffel so eng aneinandergelegt, daß der Anschein erweckt wird, als ob einfache unverzweigte Oralanhänge vorhanden wären. Keine andre *Perigonimus*-Species hat Medusen mit gegabelten Mundarmen aufzuweisen. Welchen Einfluß dieses für die Neapler Qualle spezifische Merkmal auf die systematische Stellung der Form ausübt, soll in den folgenden Zeilen erörtert werden.

7. Systematik.

Was die systematische Wertigkeit des Hydroiden anbelangt, so muß der Polyp auf alle Fälle als ein »*Perigonimus*« angesprochen werden, da alle Merkmale hierfür stimmen. Anders steht es mit dem Geschlechtstier; dieses zeigt zweifelsohne Charaktere, die bei andern *Perigonimus*-Medusen nicht auftreten. Ich erinnere nur an die verzweigten Mundgriffel und die vier perradialen Randtentakel. Es liegt hier der eigentümliche Fall vor, daß nächst verwandte Polypen Quallen erzeugen, die stark voneinander abweichen und im System verschiedenen Familien zugeteilt werden müssen. Während für gewöhnlich die Ammentiere eine Tiara oder ihr ähnliche Medusen knospen, löst sich von *Perigonimus Cidaritis* eine Qualle los, die ganz anders aussieht und nicht in der Familie der Tiariden untergebracht werden kann. Derartige Abweichungen sind übrigens auch bei andern Formen beobachtet worden. Wir kennen beispielsweise zwei sehr nahe verwandte *Stauridium*-Polypen, die vollkommen verschiedene Medusen erzeugen. Es sind dies: *Stauridium productum* Wright und *Stauridium* Dujardin. Hincks machte 1862 die interessante Beobachtung, daß das Geschlechtstier von *Stauridium productum* Wright wesentlich von der Dujardinschen Meduse abweicht. Die Qualle der letztgenannten Form ist die bekannte kriechende Cladonemide, *Cl. radiatum*; von *Stauridium productum* Wright dagegen löst sich eine *Sarsia* ähnliche Meduse los, die zur Familie der Codoniden gehört und mit *Cladonema* so gut wie keine Charaktere gemeinsam hat.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Perigonimus Cidaritis* und den übrigen Vertretern dieses Genus. Die Polypen stimmen in den wesentlichen Merkmalen überein, wenn man von den Unterschieden absieht, durch welche die verschiedenen Species bedingt sind. Ein ganz andres Verhalten zeigen die entsprechenden Geschlechtstiere. Diese verteilen sich über verschiedene Familien im System der Medusen. Die meisten gehören den Tiariden an, andre wieder den Margeliden, d. h. Gruppen, die weit voneinander entfernt sind. Die Qualle von *Perigonimus Cidaritis* ist sicher zu den Margeliden zu rechnen, und ich möchte

sie in dieser großen Gruppe wiederum zum Genus »*Thamnites*« stellen, mit dem sie zweifellos die meisten Charaktere teilt.

Das Genus »*Thamnites*« wurde 1879 von HAECKEL (14) begründet. Der Forscher bezeichnet hiermit Margeliden mit vier einfachen, perradialen Tentakeln und ebensoviel zusammengesetzten oder verästelten Mundgriffeln, die stets oberhalb des Mundes inseriert sind. Die Art wurde bisher repräsentiert durch eine einzige Species, nämlich »*Thamnites tetrella*« HAECKEL, die an der brasilianischen Küste gefunden wurde. Mit dieser ist die Neapler Qualle keinesfalls identisch. Wohl aber zeigt sie eine frappante Ähnlichkeit mit einer Form, die BROWNE (6) 1901 im Firth of Clyde fand und bereits richtig als *Thamnites* erkannte. Die Tiere stimmen in fast allen Punkten überein, sodaß es sich erübrigen dürfte, näher auf die BROWNEsche Diagnose einzugehen. Ich möchte nur erwähnen, daß die englische Qualle, allerdings auch nur auf ganz frühen Stadien, einen Stielkanal besitzen soll, der dem Geschlechtstier des Neapler Polypen fehlt. Die kleinen Medusen, deren Amme, wie nebenbei bemerkt sei, BROWNE nicht auffinden konnte, zeigten ebenfalls noch keine Spur von Gonaden. Vielleicht nicht mit Unrecht vermutet der Forscher, daß es sich um Jugendformen handelt, die erst später Geschlechtsprodukte anlegen. Er wurde bestärkt in dieser Annahme durch die Beobachtung, daß die Medusen im Laufe der Zeit sich veränderten und Charaktere entwickelten, die sie vorher nur in beschränktem Maße aufzuweisen hatten. Die Tiere nahmen reichlich Nahrung zu sich und sproßten binnen kurzer Zeit einen weiteren Ast an ihren verzweigten Oraltentakeln. Leider ist es mir nicht geglückt, die Quallen im Aquarium längere Zeit zu halten und ihre Weiterentwicklung zu beobachten. Es konnte bloß festgestellt werden, daß die vier Mundgriffel, wenn dies nicht schon in der Knospe geschah, sich stets gabelten und zwei Seitenäste entwickelten. Zur Anlage weiterer Zweige kam es nicht, was ich den ungünstigen Lebensbedingungen und den schwierigen Ernährungsverhältnissen zuschreiben möchte. Ich glaube jedoch bestimmt, daß die BROWNEsche Meduse mit dem von *Perigonimus Cidaritis* geknospten Geschlechtstier identisch ist.

Eines steht fest, und dies mag hier nochmals betont werden: Die Meduse von *Perigonimus Cidaritis* weicht entschieden stark von allen übrigen Quallen dieser Art ab und ist generisch zweifellos von ihnen zu sondern. Sie gehört zur Familie der Margeliden und wird zum Genus »*Thamnites*« gestellt werden müssen. Wegen der gabelspaltigen, einmal oder, wie BROWNE angibt, mehrmals dichotom verzweigten Mundgriffel

schlage ich für die Meduse von *Perigonimus Cidaritis* Weismann den Namen »*Thamnites dichotoma*« vor.

8. Schlußwort.

Wenn diese Untersuchungen auch zu nichts wesentlich Neuem geführt haben, so werden sie doch vielleicht dazu beitragen, die lückenhaften Kenntnisse, welche bisher von dieser Form vorlagen, in bescheidenem Maße zu erweitern und zu läutern. Ich habe mich bemüht, einen eingehenden, naturgetreuen Abriß über die Lebensgeschichte und den Bau dieser Species zu geben, und am Schlusse versucht, sie vom systematischen Standpunkte aus zu beleuchten. Die Resultate, die ich hierbei erhielt, wichen in mancher Hinsicht von den Beschreibungen älterer Autoren ab. Namentlich bei der Geschlechtsgeneration wurden Charaktere gefunden, die bisher nicht recht beachtet und gewürdigt worden waren. Gerade auf Grund dieser Abweichungen jedoch sah ich mich veranlaßt, Änderungen betreffs der systematischen Stellung der Form anzubringen.

Ich schließe diesen Abschnitt in der Hoffnung, ein weniges zur näheren Kenntnis dieses eigenartigen Mittelmeerhydroiden beigetragen zu haben.

Teil II.

Gemmaria implexa var. neapolitana Hargitt.

1. Historisches.

Gemmaria implexa hat schon das Augenmerk vieler Forscher auf sich gezogen und von den verschiedensten Seiten Bearbeitung erfahren. Die ältesten Beschreibungen sind mehr oder minder mangelhaft und kaum dazu geeignet, ein anschauliches Bild von dieser reizvollsten und zierlichsten aller Hydroidenformen zu geben. Alder beschrieb als erster 1857 eine *Gemmaria implexa*, die er an der britischen Küste von Northumberland auffand. Er nannte die Meduse — diese stand ihm zunächst nur zur Verfügung — »*Tubularia implexa*«. Kurze Zeit darauf entdeckte er auch die zugehörige Amme und überzeugte sich alsbald von ihrer nahen Verwandtschaft mit den Coryniden, weshalb er den Namen in »*Coryne implexa*« umwandelte. Die erste eingehendere Beschreibung des Polypen sowohl wie der Meduse lieferte 1871 Allman (1) in seiner berühmten »Monography of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids«. An der Hand guter Zeichnungen gibt er eine klare Darstellung dieser interessanten Form und geht namentlich auch auf die

merkwürdig umgestalteten Tentakel der Meduse des näheren ein. Er stellt fest, daß die Nesselbatterien der Arme als auch die Stiele, die sie tragen, nur vom äußeren Keimblatt gebildet werden. Ferner weist er bereits auf die eigentümlichen, unregelmäßigen Fortsätze hin, die die Träger der Nesselknöpfe bei ihrer Kontraktion zeigen. Nach ALLMAN stellen die Stiele der Nesselbatterien keine selbständigen Gebilde dar, sondern müssen als fadenförmig ausgezogene Teile der Granula enthaltenden Ectodermsarkode angesehen werden, die in ihrer Fähigkeit sich auszudehnen und zu kontrahieren an die Pseudopodien der Rhizopoden erinnern solle. Auch über die innere Struktur der Nematocysten hat er sich geäußert, worauf ich später bezug nehmen werde. ALLMAN war es auch, der als einer der ersten für den Genusnamen »*Gemmaria*« eingetreten ist und den Beweis zu führen suchte, daß die Form keinesfalls zu der von GEGENBAUR gegründeten Art »*Zanclea*« gestellt werden darf, wie dies vorher von ihm selbst, HINCKS (17) und später vielen andern getan worden ist.

In den darauffolgenden Jahren ist die Species von zahlreichen Autoren beschrieben worden, von denen ich hier die Arbeiten von HAECKEL (14) 1879, JICKELI (20) 1883, BROWNE (5) 1896, HARGITT (15) 1904 und HARTLAUB (19) 1907 erwähnen möchte.

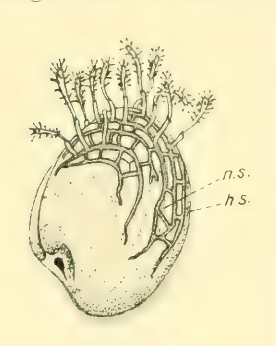
Im Golf von Neapel wurde die Meduse zuerst von DUPLESSIS (9) 1881 aufgefunden, der sie jedoch wegen der Vierzahl ihrer Tentakel »*Zanclea*« *implexa* nannte. Ob es sich wirklich um eine *Gemmaria implexa* gehandelt hat, oder gar eine *Zanclea costata* Gegenbaur mit den ihr eigentümlichen Nesselrippen seinen Untersuchungen zugrunde lag, läßt sich jetzt nicht mehr entscheiden. Der Autor gibt nur eine sehr kurze Charakteristik der Form, der nicht zu entnehmen ist, welches Genus eigentlich vorgelegen hat. Sicher nachgewiesen wurde *Gemmaria implexa* nebst ihrem Hydroiden im Neapler Golf erst 1904 durch HARGITT (15), der auch das erstemal eingehend die Mittelmeerform geschildert hat.

HARTLAUB (19) behauptet, daß HARGITTS *Gemmaria* keinesfalls zu »*implexa*« zu rechnen sei, sondern eine neue Species repräsentiere, für die er den Namen *Zanclea* (= *Gemmaria*) *hargitti* vorschlägt. Er begründet seinen Einwand damit, daß der Neapler Polyp wesentlich von allen bisher beschriebenen »*implexa*«-Ammen abweiche und ihm vor allem das den nordischen Formen eigentümliche, doppelte Periderm am Hydrocaulus fehle. Außerdem glaubt er in der verstreuten Stellung der Medusenknospen und ihrer Anordnung auf verzweigten Trägern einen Anhalt dafür zu haben, die Zugehörigkeit der Neapler Species zu

Gemmaria implexa zu verneinen. Ich werde zu dieser Streitfrage erst späterhin Stellung zu nehmen haben, will nur vorausschicken, daß ich den Namen »*Gemmaria implexa*« beibehalten werde und ihm nur das Attribut »var. *neapolitana* Hargitt« beifügen möchte.

2. Biologie.

Die Kolonien von *Gemmaria implexa* wurden auf den Schalen von *Venus gallina* aufgefunden. Diese zierliche Veneride kommt äußerst häufig im Golf von Neapel vor und lebt in einer Tiefe von $2^1/_2$—5 m in der Küstenzone. Der Polyp besiedelt nicht die ganze Oberfläche der Muschel, sondern nur etwa ein Drittel ihrer Schalen wird von ihm eingenommen, und die Hydranthen ordnen sich vornehmlich um die Siphonen der Venus an (Textfig. 7). Die Hydrorhiza allerdings pflegt ihr Maschenwerk über einen weit größeren Teil der Schale auszustrecken; es entspringen aber, wie aus der Figur ersichtlich ist, von den weiter entfernten Stolonen keine Polypen. Diese letzten Wurzelausläufer dienen vielmehr lediglich zur Verankerung und besseren Sicherung der Hydranthen. Um die Siphonen der Muschel herum erhebt sich ein üppiger Wald unverzweigter Polypen. Der Sitz ist für die Kolonien von der größten Wichtigkeit und biologisch höchst interessant. Wir haben hier eine Anpassung der Form an die lokalen Verhältnisse vor uns, wie sie augenscheinlicher und überzeugender kaum sein kann. Die Polypen ziehen aus dem ständigen Zirkulationsstrom, der durch die Siphonen geht, naturgemäß großen Nutzen, da er sie immerfort mit frischem Wasser versorgt und ihnen außerdem stets reichlich Nahrung zuführt. Ob die Muschel hierfür durch irgend eine Gegenleistung von seiten des Hydroiden entschädigt wird, ist nicht leicht festzustellen. Ich glaube jedoch bestimmt, daß der Polyp seinen Wirt gegen fremde Angriffe beschirmt und namentlich die fleischigen Siphonen räuberischen Überfällen gegenüber verteidigt. Die Siphonalröhren sind durch die sie umgebenden Hydranthen mit ihren unzähligen Wehrbatterien in ausgezeichneter Weise geschützt und nicht ohne weiteres angreifbar. Ich meine darum annehmen zu dürfen, daß es sich um einen Fall echter Symbiose handelt.



Textfig. 7.
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Polypenkolonie auf *Venus gallina* angesiedelt. Nach dem Leben gezeichnet. Natürliche Größe.

3. Die Architektonik der Kolonie.

Vom architektonischen Aufbau der Kolonie ist wenig zu sagen. Erwähnt sei, daß die Polypen stets unverzweigte Stämmchen darstellen, die in ziemlich regelmäßigen Abständen von der Hydrorhiza entspringen. Die Kolonien setzen sich aus 20 bis 30 Individuen zusammen, die dicht gedrängt um die Siphonen der Muschel angeordnet sind und kleine Rasen von 2—3 qcm Fläche bilden. Die Polypen erreichen eine Höhe von 5—7 mm und erheben sich meist senkrecht aufsteigend vom Wurzelgeflecht. Ich wende mich jetzt zur näheren Beschreibung der einzelnen Teile der Kolonie und beginne mit einer kurzen Schilderung der Hydrorhiza.

4. Der Polyp.

a. Die Hydrorhiza.

Die Hydrorhiza stellt ein engmaschiges, ziemlich regelmäßiges Netzwerk von Fäden dar, die durch echte Anastomosen miteinander in Verbindung stehen. Die Längs- und Hauptstolonen folgen in ihrem Verlauf zumeist den Furchen und Rillen, die sich auf der Oberfläche der Muschel vorfinden. Sie gehen annähernd parallel zueinander (vgl. Textfig. 7, *h. s.*) und sind konzentrisch angeordnet. Diese Hauptfäden sind durch seitliche Zweige miteinander verbunden (*n.s.*), die in kurzen Abständen unter annähernd 90° vom Hauptstolo abgehen. Hierdurch kommt ein äußerst regelmäßiges Gitterwerk mit rechteckigen, oft quadratischen Maschen zustande. Gelegentlich jedoch ziehen die Fäden des Wurzelgeflechtes nicht so gleichmäßig über die Schale hin, sondern sind wellig hin- und hergebogen. Sie kehren aber zumeist bald in die natürlichen Geleise zurück, die sich zur Festheftung und Verankerung der Kolonie in vorzüglicher Weise eignen. Die Stolonen sind für gewöhnlich drehrund und infolge ihres Verlaufes in den konkaven Vertiefungen der Muschel nicht abgeplattet. Sehr oft treten schollenartige Verbreiterungen des Perisarks an der Hydrorhiza auf. Ich machte diese Beobachtung namentlich bei einer Kolonie, die auf einer *Venus* mit wenig ausgeprägter Riffelung der Schale saß. Die Fäden zeigten hier allerorts plattenförmige Erweiterungen, die sich der Schale der Muschel eng anschmiegten. Jickeli (20) berichtet bereits bei einer Triester *Gemmaria implexa* von solchen Abnormitäten des Stolonenperiderms, gibt aber keine Erklärung hierfür ab. Ich bin der Meinung, daß es sich in diesem Falle um eine Vorkehrung handelt, die der Polyp bei schlechten Ansiedelungsbedingungen zur festen Verankerung der Kolonie zu

treffen vermag. Für gewöhnlich stellt das Periderm ein glattes Rohr dar, das das Cönosark der Hydrorhiza in kontinuierlicher Weise umschließt. Es ist im Vergleich zum Periderm des Hydrocaulus dünn und behält in seinem ganzen Verlaufe annähernd dieselbe Stärke bei. Der Weichkörper des Wurzelgeflechtes liegt dem Periderm dicht an. Nur in seltenen Fällen, und dann zumeist bei älteren Stolonen, hat er sich abgehoben und verläuft als dünner Strang innerhalb des Perisarkrohres weiter, ohne durch Ausläufer mit der peridermalen Verkleidung in Verbindung zu treten.

Histologie.

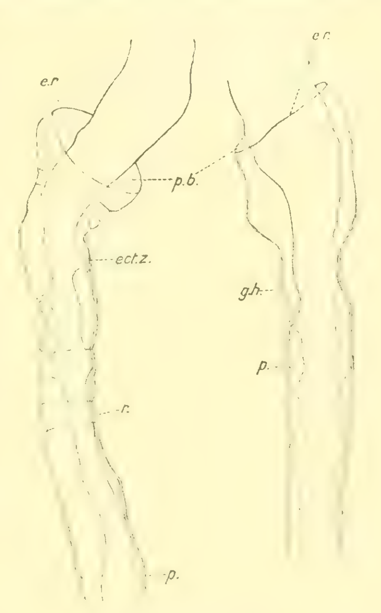
Das Ectoderm der Stolonen stellt ein lockeres Gewebe polygonaler Deckzellen dar, die ein fein vakuolisiertes Plasma besitzen, in dessen Mitte der runde Zellkern gelegen ist. Das Plasma dieser Zellen zeichnet sich durch großen Reichtum an kleinen schwarzen Körnchen aus, die namentlich an den Zellgrenzen angesammelt sind und Fettkügelchen darstellen (Taf. VIII, Fig. 3, *n.subst.*). Auch um die Kerne der Zellen treten oft derartige Kongregationen von Nährstoffen auf. Neben diesen flachen, ziemlich regelmäßig gestalteten Zellelementen findet sich im Ectoderm der Stolonen noch sogenanntes »interstitielles Gewebe« vor. Es besteht aus Zellen embryonaler Natur, aus denen namentlich Nesselkapseln gebildet werden. Sie liegen zumeist tiefer als die ectodermalen Deckzellen und stellen abgerundete oder unregelmäßig geformte Gebilde dar, die mit ihren Ausläufern zwischen den oberen, darüberliegenden eingekeilt sind. Der Zellverband dieser Schicht ist ein äußerst loser und lockerer. Die einzelnen, in ihrer Größe sehr variierenden Zellen liegen nicht dicht aneinander, sondern sind durch kleinere oder größere Zwischenräume getrennt. Ich will vorausbemerken, daß die Beschaffenheit des Stolonenectoderms für die Wanderung der Nesselzellen, die hier in ungeahnter Menge gebildet werden, von größter Wichtigkeit ist. Ich werde zeigen können, daß das Ectoderm des Hydranthenstieles, wenigstens in seinem distalen Teile, der Intercellularräume entbehrt, ein Umstand, der auf die Wanderung der Cniden von großem Einfluß ist und diese zwingt, einen andern Weg einzuschlagen, um an ihren Verbrauchsort zu gelangen. In welcher Weise dies geschieht, soll in einem besondern Kapitel behandelt werden.

Das Entoderm wird von ziemlich niedrigen Zellen gebildet, die ebenfalls mit Fettkügelchen der verschiedensten Größen angefüllt sind. Diese Nährstoffe sammeln sich namentlich um den Zellkern an und bilden zuweilen dichte Ballen, die den Nucleus vollständig umschließen

können (Taf. VIII, Fig. 4 *n.subst.*). Beide Zellschichten sind durch eine sehr feine, dünne Stützlamelle voneinander getrennt. Ich gehe jetzt zur Beschreibung des Hydranthen über und möchte zunächst dem Hydrocaulus einige Worte widmen.

b. Der Hydrocaulus.

Die Stiele der Polypen nehmen etwa ein Drittel der Hydranthenlänge ein. Sie sind von einem ziemlich kräftigen, in der Stärke sehr wechselnden Periderm von brauner Farbe umkleidet. Kurz unterhalb der Öffnung der chitinigen Skelettröhre verliert das Perisark seine Farbe, wird dünn und durchscheinend und bildet für gewöhnlich eine becherförmige Erweiterung, aus welcher der Polyp hervortritt (Textfig. 8, *p.b.*). Die Oberfläche des peridermalen Mantels ist ziemlich unregelmäßig und oft höckrig gebeult. Kurz oberhalb der Hydrorhiza zeigt die Skelettröhre eine deutliche Ringelung, die auch im weiteren Verlaufe der Stiele, besonders in der Mitte des Hydrocaulus wiederkehren kann. Die Öffnung des Trichters ist keineswegs rund, sondern schräg abgeschnitten, wodurch ein elliptisch schiefer Rand der becherförmigen Erweiterung zustande kommt (Textfig. 8 *e.r.*). Das Perisark des Hydrocaulus ist in seinem ganzen Verlaufe stets einfach. Gelegentlich wird eine doppelwandige Schutzhülle dadurch vorgetäuscht, daß über dem Periderm eine schleimige, gelatinöse Masse abgesondert wurde, welche die Stiele der Hydranthen mit einer dünnen Lage überzieht (Textfig. 9, *g.h.*). Ob diese Bildung mit dem doppelten Peridermmantel der nordischen *Gemmaria*-Polypen identisch ist, wage ich nicht zu entscheiden. Der Annahme spräche allerdings entgegen, daß nicht sämtliche Polypen der Neapler Species dieses Merkmal aufweisen. Auch da, wo die gelatinöse, oft mit Fremdkörpern inkrustierte Masse auftritt, bildet sie nicht



Textfig. 8 und 9.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Stielperiderm. Das Ectoderm steht durch feine Ausläufer (*ect.z.*) mit der Wandung des Peridermrohres in Verbindung. In Fig. 8 ist das Perisark (*p.*) einfach, in Fig. 9 dagegen scheinbar doppelt (*g.h.*) Vergr. 40. Heid.-Häm.

durchweg eine gleichmäßige Lage um das Periderm, sondern ist sehr oft nur stellenweise an ein und demselben Hydrocaulus anzutreffen. Auf Längsschnitten durch derartige, scheinbar doppelt-peridermale Hydranthenstiele bekommt man natürlicherweise ein ganz ähnliches mikroskopisches Bild, wie es Hartlaub für die nordischen Formen angegeben hat. Wir haben eine innere starke, oft geringte Lage, die das eigentliche Periderm darstellt, und eine äußere weit zartere, glatte Membran, die völlig durchsichtig ist. Ich möchte mich hier des Urteils enthalten, will nur darauf hingewiesen haben, daß der Neapler Hydroid gelegentlich analoge Verhältnisse wie die nordischen Formen aufweist, die ich hier jedoch nicht als doppelte Peridermverkleidung ansehen möchte, sondern für eine schleimige Absonderung halte.

Histologie.

Das Cönosark nimmt innerhalb des Perisarkrohres keinen geraden Verlauf, sondern ist an vielen Stellen in mehr oder minder feine Zipfel ausgezogen, durch die eine ziemlich feste Verbindung mit dem Periderm hergestellt wird (vgl. Textfig. 9). Bisweilen sitzen diese Fasern, deren Bildung übrigens nur vom Ectoderm ausgeht, mit breiter Basis dem Rohr an und haften auf diese Weise noch inniger an ihm fest. Daß diese ectodermalen Ausläufer zur Verankerung des Weichkörpers innerhalb der Skelettröhre dienen, bedarf wohl kaum der Erwähnung.

Die Zellen des Ectoderms im Hydrocaulus ähneln denen der Hydrorhiza. Die Deckzellen sind nur etwas größer als im Wurzelgeflecht. Unter ihnen liegt basiepithelial interstitielles, embryonales Gewebe; es setzt sich aus kleinen abgerundeten Zellen zusammen, die sehr plasmareich sind und in nur lockerem Verbande aneinander liegen. Diese embryonalen Zellen im Stielectoderm bilden in reichem Maße Nesselzellen. Ist doch gerade der Hydrocaulus im Verein mit dem Ectoderm der Stolonen die Hauptbildungsstätte dieser für die Hydranthen so wichtigen Beute- und Wehrorgane. Während der ganzen Zeit des Bestehens der Kolonie werden hier in ungeahnter Menge Cniden gebildet. Diese Elemente finden innerhalb der Peridermverkleidung selbstverständlich keine Verwendung, sondern müssen in irgend einer Weise nach dem Orte ihres Verbrauches, in diesem Falle nach den Tentakeln transportiert werden. Ich werde später zu zeigen haben, auf welche Art dies stattfindet. In seinem distalen Teile zeigt das Stielectoderm eine wesentlich andre Struktur. Es entbehrt hier vollkommen der interstitiellen Elemente, und die Deckzellen setzen sich direkt bis zur Stützlamelle fort, ohne intercellulare Lücken freizulassen.

Dieses Zellgewebe ist für wandernde Cniden unpassierbar, und wir haben hierin die Ursache zu suchen, daß die Nematocysten bei ihrer Wanderung gezwungen waren, einen andern Weg einzuschlagen. Die Zellen des Ectoderms besitzen innerhalb des Periderms für gewöhnlich keine Muskelfibrillen, nur selten greifen die Epithelmuskelzellen noch in die becherförmige Erweiterung des Perisarks hinein. Erst da, wo der Hydranthenstiel die Chitinröhre verläßt, treten kontraktile Elemente im Ectoderm auf.

Von den Entodermzellen des Stieles ist wenig zu erwähnen. Diese Körperschicht besteht in den proximalen Teilen des Hydrocaulus aus polygonalen Zellen von mittlerer Größe, die hier und da, aber bei weitem nicht so regelmäßig wie im Wurzelgeflecht, mit Körnchen durch Hämatoxylin schwarz gefärbter Nährsubstanz angefüllt sind (Taf. VIII, Fig. 5). Ihr Protoplasma ist dicht und wenig vakuolisiert und füllt die ganze Zelle gleichmäßig aus. Der kugelige Kern ist, entsprechend der geringen Größe der Zellen, ziemlich klein und meist in der Mitte des Plasmas gelegen (*nu.*). Im distalen Teile des Stieles, kurz bevor das Cönosark aus der Skelettröhre hervortritt, ändern die Entodermzellen ihre Form. Sie werden schmal und lang und stellen ein hohes Cylinderepithel dar, das sich auf Kosten des Ectoderms gewaltig entfaltet hat. Die Entodermzellen des Hydrocaulus weichen in mancher Beziehung von denen des Hydranthen ab. Es werden dort, sowohl was Form der Zellen, Kernlagerung, als auch Plasmastruktur anbelangt, wesentlich andre Verhältnisse vorgefunden werden.

c. Das Hydranthenköpfchen.

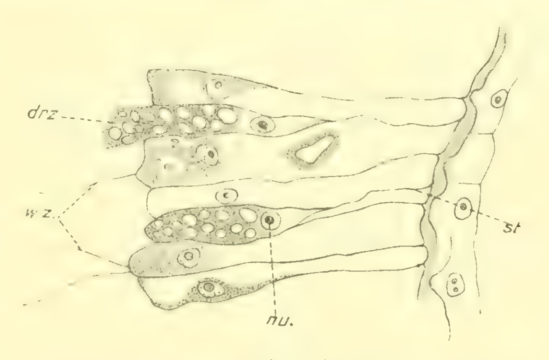
Die Hydranthen setzen sich von ihrem Stiel nicht deutlich ab, sodaß sich nur schwer eine Grenze zwischen ihnen und dem Hydrocaulus ziehen läßt (Taf. VIII, Fig. 6). In kontrahiertem Zustande kann man bei dem Polypen kurz nach Verlassen des Peridermbechers eine geringe Erweiterung des Weichkörpers feststellen, die allenfalls als Anfang des Hydranthenleibes bezeichnet werden kann. Die Tiere sind durchscheinend und von weißlicher Farbe. In ihrem Innern verläuft ein schwach rötlich gefärbter Strang, der sich durch den ganzen Körper verfolgen läßt und von Pigmentkörnchen des Entoderms herrührt. Die Hydranthen sind in ausgestrecktem Zustande schlank und haben, wie aus der Figur zu ersehen ist, cylindrische Gestalt. Dank der kräftigen Muskulatur besitzen sie ein sehr großes Kontraktionsvermögen, das ihnen gestattet, ihre Länge ganz beträchtlich zu reduzieren. In diesem Zustande nehmen sie eine gedrungene, keulenförmige Form an. Ein eigent-

liches, scharf abgesetztes Hypostom ist nicht vorhanden; der Hydranth behält vielmehr in seiner ganzen Länge annähernd dieselbe Dicke bei. Nur an seinem distalen Ende schwillt er zu einer kaum merklichen Erweiterung an, die die Mundöffnung trägt (*o.*). Über den ganzen Hydranthenleib, mit Ausnahme des proximalen untersten Teiles, stehen unregelmäßig verstreut die feinen fadenförmigen Tentakel. Sie laufen alle in einen scharf abgesonderten Knopf aus (*n. k.*), der eine große Menge radial angeordneter Nesselzellen enthält. Eine gesetzmäßige Verteilung der Arme ist nicht vorhanden, nur die obersten sechs, die Mundöffnung umstellenden Tentakel sind stets in einem Wirtel untergebracht. Ihre Zahl ist keineswegs konstant; je nach dem Alter der Tiere schwankt sie zwischen 50 und 70. Es verdient erwähnt zu werden, daß die *Gemmaria* des Mittelmeeres im allgemeinen sich durch den Besitz von weit mehr Armen von den nordischen Formen unterscheidet, die für gewöhnlich nur 40—50 Tentakel aufzuweisen haben. Dies hängt damit zusammen, daß die Neapler Species alle bisher gefundenen *Gemmaria*-Polypen beträchtlich an Länge übertrifft. In der Beschaffenheit der Arme läßt sich eine gewisse Gesetzmäßigkeit feststellen. Sie nehmen vom distalen nach dem proximalen Ende des Hydranthen allmählich an Länge ab, sodaß sich die längsten Arme im Bereiche der Mundöffnung finden, während sie proximal ziemlich kurz zu sein pflegen.

Histologie.

Das Ectoderm des Hydranthen stellt eine sehr dünne Lage typischen Plattenepithels dar, die nur in der Mundregion etwas kräftiger entwickelt ist. Interstitielles Gewebe ist nicht vorhanden. Dies hat zur Folge, daß im ganzen Hydranthenectoderm keine Nesselkapselbildungszellen noch sonstige Elemente embryonaler Natur anzutreffen sind. Nur fertige, auf der Wanderschaft begriffene Cniden sind gelegentlich zwischen den Zellen eingeschlossen. Alle Ectodermzellen des Polypen sind Epithelmuskelzellen und weisen an ihrem basalen, dem Gastrallumen zugekehrten Ende kontraktile Elemente auf. Diese stellen glatte, an beiden Seiten zugespitzte Fasern dar, die parallel zueinander in der Längsrichtung des Körpers verlaufen. Bei der Kontraktion des Polypen ist eine Verkürzung sämtlicher Längsmuskeln zu konstatieren, wobei der mittlere Teil der Fasern bedeutend an Dicke zunimmt. Die Oberfläche des Hydranthen wird von einer dünnen Cuticula gebildet, die das ganze Ectoderm in gleichmäßiger Weise überzieht.

Das Entoderm besteht aus hohem Cylinderepithel (Taf. VIII, Fig. 7). Die einzelnen Zellen sind lang und schmal und tragen an ihrem Ende ein bis zwei feine Wimpercilien, die frei in den Gastralraum hineinragen (*w. z.*). Das Plasma ist nicht gleichmäßig in der Zelle verteilt, sondern namentlich um den gastralwärts gelegenen Kern angehäuft. Ein unregelmäßiges Balkenwerk feinster Protoplasmastränge stellt die Verbindung mit den Wandungen der Zelle her. Hierdurch entstehen mehr oder weniger große, in der Form sehr verschiedenartige Vacuolen, die mit Zellsaft angefüllt sind. Nach der Mundöffnung zu werden die Entodermzellen etwas niedriger und protoplasmareicher. Im Bereiche des Hypostoms treten in großer Menge Drüsenzellen auf (Textfig. 10, *drz.*); sie liegen zwischen den andern Epithelzellen eingekeilt und sitzen für gewöhnlich mit einem Stiel an der Stützlamelle fest (*st.*). Sie haben becherförmige Gestalt und münden mit breiter Öffnung in den Gastralraum ein. Ihr Inhalt stellt ein enges Maschenwerk von Protoplasma dar, in dem zahlreiche Secretkörnchen eingelagert sind. Der Kern (*nu.*) ist ziemlich klein und meist am Grunde der Zelle gelegen. Sobald der Hydranth Nahrung aufnimmt, treten die Drüsenzellen in Tätigkeit, indem sie verdauendes Secret absondern. Jede dieser Zellen scheint nur einer beschränkten Secretion fähig zu sein. Aus embryonalem Gewebe werden zu ihrem Ersatz neue gebildet, die sich zwischen den Epithelzellen hindurchzwängen und allmählich an die Oberfläche gelangen, wo sie benötigt werden. Fig. 7, Taf. VIII zeigt verschiedene Stadien solcher Drüsenzellen, wie sie von unten her nachgeschoben und ergänzt werden. Die zwei jüngeren Secretionszellen (s_1 und s_2) dringen von der Stützlamelle nach oben vor, eine andre (s_3) ist schon an der Oberfläche angekommen und bereit, in Tätigkeit zu treten. Die Drüsenzellen entbehren stets der Geißeln; auch die allen übrigen Entodermzellen des Hydranthen charakteristische, circulär verlaufende Muskulatur fehlt ihnen, da sie oft überhaupt nicht an die Stützlamelle



Textfig. 10.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Entodermzellen aus dem Hypostom, zwischen denen in großer Anzahl Drüsenzellen liegen (*drz.*). Vergr. Oc. 3, Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

herantreten oder nur durch einen dünnen Stiel mit ihr in Verbindung bleiben.

Ich habe mit der kurzen Schilderung des Hydranthenentoderms in groben Zügen die Beschreibung der Amme von *Gemmaria implexa* var. *neapolitana* beendet und beabsichtige im folgenden Kapitel etwas spezieller auf das Vorkommen und den feineren histologischen Bau der Nesselzellen einzugehen.

5. Die Nesselzellen.

Im Leben der Nesselzelle sind drei verschiedene Phasen zu unterscheiden, die von jeder Cnide durchlaufen werden müssen:

1. Die Bildungsphase.
2. Die Wanderphase.
3. Die Aufstellungsphase.

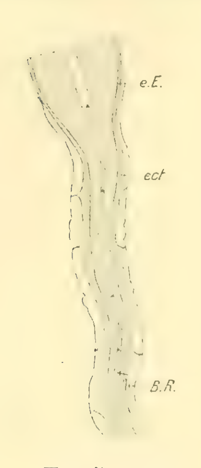
a) Zunächst einige Worte über die Bildungsphase oder den Ort, wo die Nesselzellen ihre Entstehung nehmen. Alle Cniden des Polypen entstehen im Ectoderm der mit Periderm umkleideten Weichteile der Kolonie, also in Hydrorhiza und Hydrocaulus. Im Metastom, d. h. dem eigentlichen Hydranthenkörper, sind niemals Entwicklungsstadien von Nesselkapseln anzutreffen. Diese Teile der Kolonie haben die Fähigkeit Cniden zu bilden verloren, und nur das Cönosark hat diese wichtige Funktion beibehalten. Die Bildung von Cniden aller Art in den proximal gelegenen Partien des Polypenstockes ist kein sekundärer Prozeß, der sich allmählich erst herausgebildet hat. Das Stiel- und Stolonenectoderm ist vielmehr, gleichwie das Ectoderm des Hydranthen es früher war, von jeher mit der Produktion dieser Elemente betraut gewesen. Es ist also der Vorgang eine durchaus primäre Erscheinung. Wir kennen ja heute noch Formen, wo die Bildung von Cniden noch dem ganzen Ectoderm der Kolonie zukommt; auch Übergangsstufen sind uns bekannt. Durch die weitgehende Differenzierung und Verzweigung der Kolonien und parallel mit der Entstehung des Periderms hat sich in bezug auf Nesselzellbildung im Laufe der Zeit eine Arbeitsteilung geltend gemacht. Das Hydranthenectoderm entzog sich mehr und mehr diesem »histogenetischen Vorgang«, bis es schließlich die Fähigkeit, Nesselzellen hervorzubringen, vollständig einbüßte, und diese Arbeit lediglich dem Stiel- und Stolonenectoderm verblieb.

Hier werden vom Bestehen der Kolonie an in ungeahnter Menge Cniden gebildet, die sich je nach dem Verbrauch auf den Tentakelknöpfen alsbald auf die Wanderschaft begeben oder längere Zeit am

Entstehungsort liegen bleiben. Der junge Hydranth kommt mit vollkommener Cnidenausrüstung zur Welt. Dies würde kaum möglich sein, wenn die hochdifferenzierten Elemente, zu deren Fertigstellung natürlich geraume Zeit nötig ist, erst am Verbrauchsort zur Entwicklung kämen. Somit ist eine frühzeitige Anlage dieser Gebilde durchaus gerechtfertigt, ja sogar dringend nötig.

b) Die Wanderphase: Daß die Nesselzellen im Ectoderm der Stolonen und des Hydrocaulus nicht zur Verwendung kommen können, liegt klar auf der Hand und geht schon aus der Tatsache hervor, daß diese Gebilde hier für gewöhnlich gar nicht an die Oberfläche gelangen, sondern nur in tieferen Schichten anzutreffen sind. Sie liegen basiepithelial und sind zumeist parallel der Stützlamelle gerichtet. Wie wäre auch eine Verwendung der Nesselorgane innnerhalb des starken Peridermrohres möglich! Ferner sei darauf hingewiesen, daß die Cniden, die im Stielectoderm auftreten, keineswegs vollkommene, fertige Gebilde darstellen, sondern noch für ihre Funktion wichtigerBestandteile entbehren. Diese feinen, letzten Differenzierungen werden erst dann gebildet, wenn die Nesselzelle an ihrem Verbrauchsorte angelangt ist. Sie erreicht ihn durch Wanderung. Daß Zellelemente sich in den Körperschichten der Hydroiden vorwärtsbewegen können, ist eine längst bekannte Tatsache. In Weismanns (28) epochemachendem Werk »Über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen« wird in einwandfreier Weise nachgewiesen, daß die Keimzellen innerhalb des Polypenkörpers zu wandern vermögen. Auch die Wanderung der Cniden ist nichts Neues und wurde bereits von Jickeli (20), Schneider (25, 26) und Bedot (4) vermutet, die sich die eigenartigen Befunde nur durch die Annahme einer Migration dieser Elemente erklären konnten. Wirklich beobachtet und sicher nachgewiesen wurde dieser Vorgang freilich erst durch Murbach (24) an *Pennaria Cavolinii.* Dieser war es auch, der dem Problem der Bewegungsursache zuerst näherzukommen suchte. Durch sorgfältige Untersuchungen konnte er feststellen, daß die Cniden innerhalb des Ectoderms sich unter fortwährender Formveränderung ihres Cnidoblasten aktiv vorwärtsbewegen, wobei stets der Basalteil der Zelle in der Bewegungsrichtung voranschreitet. Am intensivsten beschäftigte sich jedoch Hadži (12) mit der Nesselzellwanderung, der eine ganze Anzahl Polypen daraufhin untersuchte und sogar bei Medusen ähnliche Verhältnisse nachweisen konnte. Bei den meisten der Formen, die der Forscher bearbeitete, fand die Bewegung intraectodermal statt. Die Cniden wanderten teils aktiv durch Pseudopodienbildung, teils passiv durch Druck des anstehenden Zell-

gewebes dem Verbrauchsorte zu, indem sie sich zwischen den Ectodermzellen hindurchzwängten und namentlich die intercellularen Zwischenräume als Passage benutzten. Ganz abweichende Resultate fand er bei *Tubularia*. Hier schlagen die Cniden einen weit komplizierteren Weg ein, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen. Die im Ectoderm des Stieles entstandenen Nesselzellen bewegen sich kurz oberhalb ihrer Bildungsstätte gegen die Stützlamelle vor, durchbohren diese und gelangen durch das Entoderm ins Stiellumen. Von hier werden sie mit der Gastralflüssigkeit nach den distalen Teilen des Hydranthen transportiert und kehren auf umgekehrtem Wege, durchs Entoderm und die Stützlamelle ins Ectoderm zurück. Wie erklärt nun Hadži dieses eigentümliche Verhalten? Es liegt die Frage nahe: Warum wandern die Cniden bei *Tubularia* nicht auch intraectodermal, und was veranlaßt sie, ihren Weg durch das Entoderm zu nehmen? Der Forscher denkt sich diesen Vorgang folgendermaßen. Er stellte fest, daß das distale Stielectoderm wesentlich von den proximal gelegenen Zellen des Hydrocaulus abweicht. Während dort überall Intercellularräume vorhanden sind, die den Cniden gestatten, leicht vorwärts zu dringen, weist das obere Stielectoderm derartige Lücken nicht auf und ist für wandernde Nesselzellen unpassierbar. Dieser eigentümlichen Zellstruktur haben sich die Cniden in der Weise angepaßt, daß sie den Engpaß mieden und die kritische Stelle zu umgehen suchten. Sie erreichten das, indem sie sich ihren Weg durchs Entoderm bahnten. Hadži nimmt übrigens an, daß die kombinierte Wanderungsweise sekundärer Natur ist und auch hier diese Elemente früher rein intraectodermal gewandert sind.



Textfig. 11.
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Optischer Schnitt durch den Hydrocaulus, der die verschiedene Beschaffenheit des Stielectoderms zeigen soll. Proximal, dicke Ectodermlage, aus Deckzellen und interstitiellem Gewebe bestehend; distal, Ectodermdecke bedeutend flacher, ohne embryonale Zellen und intercellulare Zwischenräume. *B.R.*, Weg, den die Nesselzellen bei ihrer Wanderung einschlagen. Vergr. 30. Ungefärbt.

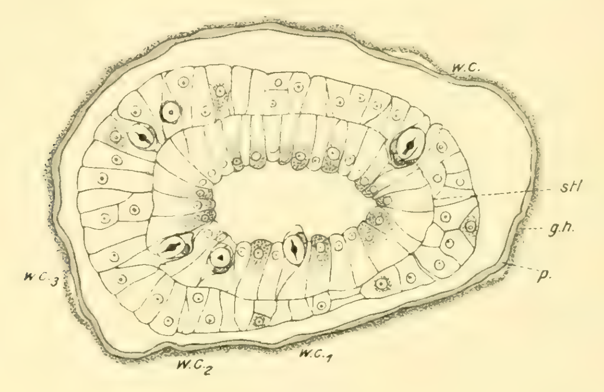
Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem Polypen von *Gemmaria*. Auch hier ist das Ectoderm, wie ich zeigen konnte, im distalen Teile des Hydrocaulus anders gestaltet als in den proximalen Partien. Ich erwähnte bereits, daß das obere Stielectoderm einen eng geschlossenen Zellverband darstellt, der keine Intercellularräume aufweist und für die Wanderung von Nesselzellen daher völlig ungeeignet ist. Dies

mag der Hauptgrund dafür gewesen sein, daß die Cniden bei ihrer Wanderung einen andern Weg einschlugen und auf dem Umwege durch die Stützlamelle und das Entoderm befördert werden mußten (Textfig. 11, *B. R.*). Doch noch ein andrer Umstand dürfte meiner Meinung nach bestimmend für die Änderung der Bewegungsrichtung gewesen sein; ich meine die schnellere Beförderung der Wandercniden nach ihrem Verbrauchsorte. Die intraectodermale Wanderung geht naturgemäß sehr langsam vor sich, namentlich wenn größere Strecken zu durchlaufen sind. Im Stiel- und Gastrallumen dagegen können sich diese Elemente dank der Unterstützung durch die Wimperbewegung der Entodermzellen bedeutend schneller vorwärtsbewegen und in viel kürzerer Zeit da, wo sie gebraucht werden, eintreffen. Diese Beschleunigung wird sich besonders dort geltend machen, wo es sich um eine Wanderung nach den distalen Tentakeln handelt, die natürlich den größten Verbrauch an Cnidenmaterial aufzuweisen haben. Es ist selbstverständlich für die Kolonie von der größten Wichtigkeit und Bedeutung, wenn die verbrauchten Vorräte an Nesselzellen so schnell als möglich ersetzt werden können.

aa) Die Art und Weise der Bewegung.

Alle Nematocysten wandern, indem ihr basaler Teil, der die Hauptmasse des Plasmas und den Kern enthält, in der Bewegungsrichtung voranschreitet. Die Wanderung erfolgt teils aktiv, teils passiv. Die Eigenbewegung der Nesselzellen kommt durch Formveränderung ihres Cnidoblasten zustande. Dieser ist fähig, pseudopodienartige Ausläufer auszusenden, die zwischen die Zellen des Ectoderms oder Entoderms eindringen und die Cniden nach sich ziehen (Textfig. 12). Gelegentlich spitzt sich das Plasma keilförmig zu, was bei der Durchbohrung der Stützlamelle eine wichtige Rolle spielen dürfte. In der Figur kann man sehr schön sehen, wie die Stützmembran (*stl.*) durch die wandernden Nesselzellen (*w. c.*) allmählich mehr und mehr vorgewölbt wird, bis sie schließlich zerreißt und den Zugang zum Entoderm freigibt. Einige Cniden ($w.c._1$, $w.c._2$) haben sie bereits passiert und stehen im Begriff, ins Stiellumen vorzudringen, eine andre ($w.c._3$) hat soeben ihre Durchbohrung und Sprengung herbeigeführt und kann nun ungehindert ins Entoderm eintreten. Im Cönosark ist die Nesselzelle lediglich auf ihre Eigenbewegung angewiesen, da es hier keine kontraktilen Elemente gibt, die ihr bei der Beförderung behülflich sein könnten. Diese Faktoren, die sich in Struktur- und Druckveränderungen der die Cniden umgebenden Zellen äußern, dürften erst bei der Bewegung der Nessel-

zellen im Hydranthen selbst fördernd eingreifen. Ich möchte sie jedoch keinesfalls wie Hadži verwerfen, sondern glaube, daß sie bei der Migration dieser Elemente einen gewissen, gar nicht so unbedeutenden Anteil nehmen. Der Vollständigkeit wegen sei an dieser Stelle nochmals erwähnt, daß auch der Wimperschlag der Entodermzellen und die damit verbundene Strömung im Gastralraum die Nesselzellen in ihrer Bewegung weitgehend unterstützen. Nach Hadži (12) soll der Cnidoblast, bevor er in das Stiellumen eintritt, seine Beschaffenheit ändern, indem er sich aufbläht und vacuolenreich wird. Der Forscher glaubt hierin eine Herabsetzung des spezifischen Gewichtes der Cnide und ihre Vorbereitung auf das Schwimmen in der Gastralflüssigkeit bedingt zu



Textfig. 12.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Wandernde Nesselzellen innerhalb des Hydrocaulus. Die Cniden entstehen im Ectoderm der mit Periderm umkleideten Weichteile der Kolonie, durchbohren die Stützlamelle und wandern durchs Entoderm in den Gastralraum ein, um nach Passieren des sie in ihrer Bewegung hindernden, distal verengten Stielectoderms auf umgekehrtem Wege ins Ectoderm zurückzukehren. Vergr. 750. Heid.-Häm.

sehen. Ich konnte derartige Strukturveränderungen im Innern des Plasmas nicht feststellen. Der Cnidoblast wird allerdings etwas flacher und plattet sich ab. Hierdurch tritt zweifellos eine Vergrößerung seiner Oberfläche ein, die eine Zunahme der Tragfähigkeit der Nesselzelle sehr wohl zur Folge haben mag. Vacuolen treten jedoch niemals im Cnidoblasten auf.

bb) Der Bewegungsreiz.

Was veranlaßt nun die Cniden, nach den Tentakeln zu wandern? Hadži nimmt einen besondern Reiz an, der erst ausgelöst werden muß, ehe sich die Nesselzellen auf die Wanderschaft begeben. Dies geht deutlich aus der Tatsache hervor, daß diese Elemente nicht sofort nach

ihrer Entstehung zu wandern beginnen, sondern in fertigem Zustande oft lange Zeit im Stielectoderm liegen bleiben und sich hier zu ganzen Vorratskammern anhäufen können. Ich konnte an der Hand zahlreicher Individuen feststellen, daß die Nesselzellen nicht immer in derselben Anzahl, gleichsam automatisch wandern, sondern zur Zeit eines vergrößerten Verbrauchs, der durch Regeneration bedingt sein kann, weit reichlicher aufzutreten pflegen. So zeigte ein Polyp, der sich am Tentakelknopf verletzt hatte und denselben zu regenerieren begann, im Umkreise der Basis des Armes und auf diesem selbst bereits eine große Anzahl von Nesselzellen, die sicher zum Ersatz der verlorengegangenen Wehrorgane herbeigeeilt waren. Hieraus geht hervor, daß die Wandercniden in irgendeiner Weise Kenntnis von den Vorgängen innerhalb des Hydranthenkörpers erhalten müssen. Ebenso wie die Verletzungen des Polypen eine Wanderung dieser Elemente hervorzurufen vermögen, wird wahrscheinlich auch die Explosion der Nesselzellen einen gewissen Reiz ausüben, der den Anstoß zur Nachbeförderung frischen Cnidenmaterials gibt. HADŽI (12) sieht in diesem Reiz nicht nur den Grund zur Bewegung überhaupt, sondern glaubt annehmen zu müssen, daß den wandernden Nesselzellen hierdurch auch die Richtung nach dem Ort ihres Verbrauches angegeben wird. Dies ist zweifellos richtig. Wie wäre es sonst zu erklären, daß die Cnide gerade dahin wandert, wo sie gebraucht wird! Es hinge die Lösung dieser schwierigen Aufgabe ja sonst vom blinden Zufall ab. In welcher Weise der Richtungsreiz der wandernden Nematocyste übermittelt wird, entzieht sich freilich noch vollständig unsrer Beurteilung, und wir müssen es späteren Forschungen überlassen, diesem Problem näher zu kommen.

Bevor ich auf die Differenzierungen eingehe, die die Wandercniden in den Tentakelknöpfen erfahren, d. h. mich der Aufstellungsphase dieser Elemente zuwende, sehe ich mich veranlaßt, einige kurze Bemerkungen über die verschiedene Form und Struktur der im Stiel- und Stolonenectoderm auftretenden Nesselzellen zu machen.

c. Morphologie und Histologie der Wandercniden.

Es sind drei Arten von Nesselzellen scharf voneinander zu scheiden:

1. Nesselzellen mit kleiner ovaler Kapsel.
2. Nesselzellen mit größerer ovaler Kapsel.
3. Nesselzellen mit großer bohnenförmiger Kapsel.

Was die Häufigkeit und Verteilung der drei verschiedenen Formen anlangt, so überwiegen an Zahl die kleinen eiförmigen Kapseln die beiden übrigen ganz bedeutend. Sie finden sich in großer Menge im Ecto-

derm des Stolo und Hydrocaulus und liefern das Hauptmaterial für die terminalen Nesselknöpfe der Tentakel. Nicht so häufig, aber doch ebenfalls in ziemlicher Anzahl, treten die größeren ovalen Kapseln auf; sie finden gleichwie die kleinen Cniden in den Armen Verwendung und sind zwischen ihnen unregelmäßig verteilt angeordnet. Am seltensten kommen die bohnenförmigen Nesselkapseln vor. Ich konnte sie nur in der Gegend des Mundes nachweisen und vermute, daß dies der Schauplatz ihrer Tätigkeit ist. Sie bilden jedoch keinen dichten Nesselring, sondern sind vielmehr ganz unregelmäßig und spärlich im Hypostomectoderm verteilt. Gelegentlich können sie auch in den Tentakelknöpfen zur Aufstellung kommen. Die Bildung dieser letzten Nematocystenform fällt lediglich dem Stielectoderm zu. An der Produktion der beiden andern Cnidenarten sind Hydrorhiza und Hydrocaulus in gleichem Maße beteiligt.

Ich wende mich jetzt zum feineren histologischen Bau dieser Elemente und beginne mit der Beschreibung der bohnenförmigen Nesselzelle (Taf. VIII, Fig. 8). Die bohnenförmigen Nematocysten zeichnen sich neben ihrer abweichenden Gestalt durch den weit einfacheren Bau von den beiden übrigen Cnidenarten aus. Die Wandung der Kapsel setzt sich aus zwei Lagen zusammen, einer äußeren dicken Schichte, der Sclera (*sc.*), und der ihr eng anliegenden dünnen Membran, der Propria (*pr.*). Die ruhende Cnide ist von dem langen Nesselfaden (*n.f.*) erfüllt, der in ziemlich willkürlichen Windungen um den etwas kräftigeren Achsenkörper (*ax.*) aufgewickelt ist. Das achsiale Anfangsstück des Fadens entbehrt der Stilettbewaffnung, und auch der übrige Teil des Schlauches zeigt einen äußerst einfachen Bau. Er ist in seinem ganzen Verlaufe vollkommen glatt und nirgends mit Börstchen oder kleinen Widerhaken besetzt. Das bohnenförmige Nesselbläschen ist im Cnidoblasten eingebettet und allseitig vom Plasma umgeben (*cbl.*). In der seitlichen Vertiefung der Kapsel, die durch ihre eigentümliche Gestalt bedingt wird, liegt der große brotlaibartige Zellkern (*nu.*), der sich der Wandung des Bläschens dicht anschmiegt. Wie bei allen wandernden Nematocysten, so fehlt auch hier zunächst das Cnidocil. Dieses differenziert sich weit später aus dem Plasma heraus und wird erst angelegt, nachdem die Nesselzelle an ihrem Verbrauchsorte angelangt ist.

Die beiden andern Cnidenarten ähneln sich vollkommen in ihrem Bau und unterscheiden sich lediglich durch ihre Größe voneinander. Ich will mich daher begnügen, hier nur die großen ovalen Nesselkapseln zu schildern, und allein darauf hinweisen, daß die Ergebnisse gleichwohl

für die kleineren Cniden gelten, wie dies aus den Zeichnungen entnommen werden kann.

Die Kapsel besteht auch hier wiederum aus zwei deutlich zu unterscheidenden Membranen, einer inneren feinen und einer äußeren derben Schicht (Taf. VIII, Fig. 9 *a* u. *b*). Die innere Lage (Propria) geht direkt in den Achsenkörper über (*ax.*), an dessen Innenwand drei kräftige, dolchartig zusammengelegte Widerhaken sitzen (*sti.*). Dieser verjüngt sich dann allmählich und setzt sich in ein dünneres Halsstück fort, um schließlich in den Faden selbst überzutreten (Taf. VIII, Fig. 10, *ha.*). Der Nesselschlauch der ovalen Cniden ist nicht sehr lang und in vier bis fünf regelmäßigen Windungen um den achsialen Körper aufgerollt. Die äußere Kapselmembran, die Sclera, ist an ihrem oberen Pol nicht geschlossen, sondern läßt eine kleine, bald runde, bald mehr elliptische Öffnung frei, durch die der Faden ausgeschleudert wird (Taf. VIII, Fig. 9 *a*, *ö.p.*). Das Nesselbläschen wird allseitig vom Plasma eingeschlossen, das jedoch nicht gleichmäßig die Cnide umgibt. Am distalen Ende der Nematocyste stellt es einen ganz dünnen Belag dar, der allmählich an Mächtigkeit zunimmt und im unteren Teil des Cnidoblasten seine größte Dicke erreicht (Taf. VIII, Fig. 11 *cbl.*). Im Entladungspol findet sich eine dreieckige Öffnung im Cnidoblasten, die bei der ruhenden Kapsel durch einen Deckel abgeschlossen ist (Taf. VIII, Fig. 12 u. 13, *dr.ö.*). Dieser Deckel liegt der Sclera dicht auf und versperrt auf diese Weise den Zugang nach dem Innern der Cnide. Bei der Explosion der Nematocyste wird der Verschluß gesprengt. Hierbei dürften die spitzen Stilette des Achsenkörpers, die bei dem Ausstülpungsprozeß naturgemäß zuerst hervortreten, eine nicht unbedeutende Rolle spielen. In einigen Fällen konnte ich an entladenen Kapseln feststellen, daß der Verschluß in unregelmäßige Lappen zerfetzt war, was mir für eine Durchbohrung des Deckelchens durch die scharf zugespitzten Widerhaken zu sprechen scheint. Der Zellkern ist für gewöhnlich schräg unten im Cnidoblasten gelegen und gemäß der Form des Nesselbläschens an seiner Innenseite schwach eingebuchtet (Taf. VIII, Fig. 9 *a*, *nu.*). Im Plasma der Cönosarkcniden sind bereits einige wichtige, weitere Differenzierungen vor sich gegangen, auf die ich noch eingehen muß. Die ovalen Nesselkapseln von *Gemmaria* sind mit einem komplizierten Muskelapparat ausgestattet, der bei der Entladung dieser Elemente in hervorragendem Maße beteiligt ist. Bei den kleineren Cinden kann man vier, bei den größeren sechs einfache, längsverlaufende Muskelfibrillen wahrnehmen (Taf. VIII, Fig. 9 *a*, 11, 14, 15, *lm.*), die, meist etwas gewellt oder spiralig gedreht, Meridianen gleich vom un-

tern Cnidoblastenende nach dem oberen Pol der Kapsel laufen, wo sie kurz unterhalb des Deckels fein ausgezogen endigen. Neben diesen Längsmuskeln fällt noch ein eigentümliches, knäuelförmiges Gebilde auf, das auf der dem Kern gegenüberliegenden Seite im Plasma gelegen ist und einen großen Teil des Nesselbläschens verdeckt (Taf. VIII, Fig. 9 *a* u. *b* und Taf. IX, Fig. 16, *f.k.*). Es setzt sich aus vielen, bunt durcheinanderlaufenden Windungen zusammen, die jedoch alle nur von einem einzigen Faden gebildet werden. Man kann sich hiervon leicht an den kleinen ovalen Nematocysten überzeugen, wo sich das Fadenknäuel aus weit weniger Windungen zusammensetzt, die eine Beobachtung über den Verlauf des Fadens gestatten. Weitere Angaben lassen sich über dieses fragwürdige Gebilde hier zunächst nicht machen, da es in den Wandercniden noch nicht fertig ist, und sich die letzten Differenzierungen desselben erst am Aufstellungsorte der Nesselzelle bilden. Ich will nur vorausbemerken, daß es von den meisten Forschern ebenfalls als Muskelfaser angesehen wird, eine Ansicht, zu der auch ich mich aus später zu erörternden Gründen bekennen möchte. Der reizleitende Apparat fehlt den wandernden Nematocysten. Ich werde später Gelegenheit haben, auf alle akzessorischen Bestandteile, zu denen auch das Cnidocil gehört, einzugehen, beziehentlich ihre weitere Entwicklung zu schildern.

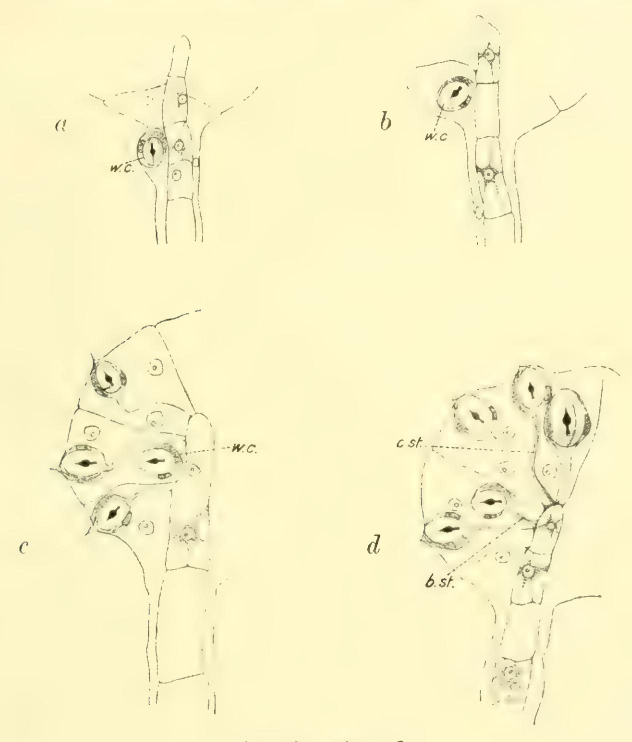
Ich komme nunmehr zur letzten der drei Phasen im Leben der Nesselzelle, nämlich zur

d. Aufstellung der Cniden am Verbrauchsorte.

Nachdem die Nematocyste im Tentakelknopf angelangt ist, wird sie nach einigen Veränderungen gebrauchsfertig. Der erste Schritt hierzu liegt darin, daß die Zelle sich orientiert und so dreht, daß ihr basaler Pol der Stützlamelle zugewandt ist (Textfig. 13 *a*—*c*, *w. c.*). Dann verschmilzt das am unteren Ende des Cnidoblasten angehäufte, den Kern enthaltende Plasma mit der Stützmembran und setzt sich mit breiter, fladenförmiger Basis an ihr fest (Textfig. 13 *d*, *b. st.*). Oberhalb der Verschmelzungsstelle wird der Plasmastrang allmählich dünner und wächst schließlich zu einem feinen Stiel aus, durch den die Cnide an die Oberfläche des Tentakelknopfes befördert wird. Dieser Fortsatz entspringt übrigens merkwürdigerweise nicht in der Mitte des Cnidoblasten, sondern geht meist seitlich von der Zelle ab (Textfig. 13, *c. st.*).

Die Orientierungsweise der Nesselzellen, die also darin besteht, daß sich die betreffende Cnide zunächst festheftet und dann nach der Tentakeloberfläche vorgeschoben wird, ist entschieden auffallend und

sonderbar. Wäre es zwecks rascherer Aufstellung nicht bedeutend einfacher, wenn sich die Nematocysten erst einen Platz an der Oberfläche der Arme sichern würden, bevor sich ihr Cnidoblast zur Stielbildung anschickt? Durch die umständliche Orientierungsweise erklärt es sich, daß die Plasmafäden durchaus nicht immer gerade verlaufen, sondern oft knieförmig gebogen sind und selbst zickzackartig gestaltet sein können (vgl. Textfig. 13 *c*). An ihrer Basis gehen sie viel-

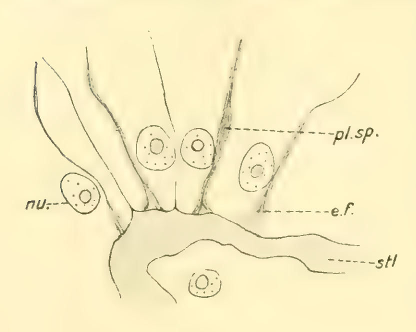


Textfig. 13 *a*—*d*.

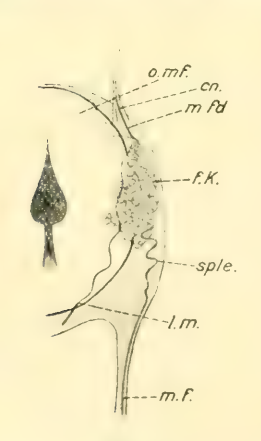
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Wanderung der Cniden nach dem Tentakelknopf, Art und Weise ihrer Aufstellung und Weiterentwicklung. Vergr. *a* und *b* 360; *c* und *d* 430. Heid.-Häm.

fach ineinander über. Hierdurch wird eine größere Haftfläche geschaffen und die Zugfestigkeit der Stiele wesentlich erhöht. Zumeist weisen diese Gebilde in ihrem Verlauf annähernd dieselbe Stärke auf; nur gelegentlich sind sie in ihrem proximalen Teile, d. h. kurz oberhalb der Verschmelzungsstelle mit der Stützmembran, spindelig angeschwollen (Textfig. 14, *pl. sp.*). Hand in Hand mit der Ausbildung des Cnidoblastenstieles gehen die letzten Differenzierungen im Plasma der Nessel-

zelle vor sich, um die Cnide schußfertig zu machen. Zunächst erfährt das knäuelförmige Band, das uns bereits in den wandernden Nematocysten begegnet ist, eine tiefgreifende Weiterentwicklung und Umgestaltung. Das spiralig aufgerollte Fadenknäuel wächst mit seinem unteren Ende in den Plasmastiel der Nesselzelle hinein und dringt bis zur Stützlamelle vor, mit der es innig verschmilzt (Taf. IX, Fig. 17). Dieser Strang verläuft bei den ruhenden Cniden geradlinig und setzt sich, wenigstens in seinem proximalen Teile, aus mehreren Längsfäserchen zusammen, die sich in die Stützmembran einbohren und auf diese Weise eine äußerst solide Verankerung des ganzen Nesselapparates bewerkstelligen (vgl. Textfig. 14, *e.f.*). In den oberen Partien des Fadens liegen die Fäserchen so dicht aneinander, daß sich eine Trennung in Einzelfibrillen nicht wahrnehmen läßt. Da, wo der mediane Strang in das dichte Fadenwickel übertritt, ist er spiralig gewunden (Taf. IX, Fig. 17 u. Textfig. 15, *sple.*). Die einzelnen Touren sind ziemlich eng und regelmäßig, wechseln aber an Zahl je nach der Größe der Cniden ganz beträchtlich. Je weiter sie sich von dem Knäuel entfernen, um so flacher werden die Spiralwindungen, bis sie schließlich ganz verschwinden und der Faden vollkommen gestreckt verläuft. Nach oben zu setzt sich das unregelmäßig aufgewickelte Band ebenfalls in eine Faser fort, die an der einen Seite der Kapsel entlang zieht und neben dem Öffnungspol oder kurz unterhalb desselben endigt (Textfig. 15, Taf. IX, Fig. 17 *o.mf.*). Nach Will (29) soll das eigenartige Fadenwickel oder »Lasso« einen wesentlich andern Verlauf nehmen und am Achsenkörper der Nesselzelle inseriert sein. Der Faden schlägt seiner Meinung nach folgenden Weg ein: »Nach oben



Textfig. 14.
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Muskelstiele und Plasmastränge, durch welche die Nematocysten an der Stützmembran festsitzen. Vergr. Oc. 5. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.



Textfig. 15.
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Schema über den Verlauf des muskulösen Fadenknäuels. Das Cnidocil tritt bis an das Lasso heran.

zu zieht das vordere Ende des Lassos in einigen eleganten Windungen an der einen Kapselseite entlang — es schien in allen Fällen die dem Cnidocil gegenüberliegende zu sein —, um von der Cnidocilbasis äußerlich am Halsteil des Nesselfadens zu verlaufen. Obwohl die Färbungsintensität hier allmählich abnimmt, konnte ich es doch bis über die Ansatzstelle der großen Sperrhaken verfolgen, sodaß ich annehmen muß, daß es sich in der Wand des Halsteiles anheftet.« Ich glaube nicht, daß Wills Ansicht haltbar und richtig ist. Wenn das Knäuel wirklich am Achsenkörper festsitzen sollte, was ich nach meinen Beobachtungen sehr bezweifeln möchte, so müßte angenommen werden, daß der Faden in die geschlossene Kapsel hineingewachsen ist. Dies erscheint mir mehr als unwahrscheinlich und gestaltet den Vorgang der Explosion des Bläschens verwickelter als er es in Wirklichkeit ist. Daß der Forscher bei einigen ausgeschleuderten Cniden die dünne Faser am Achsenkörper festhaften sah, mag eine rein zufällige Erscheinung gewesen sein, die keinesfalls als Norm für den Entladungsvorgang anzusehen ist. Ich verwandte besondere Mühe und Sorgfalt auf die Untersuchungen über den Verlauf des Lassos und habe sowohl intakte als auch explodierte Nematocysten daraufhin geprüft. Niemals konnte ich den Faden weiter als bis kurz unterhalb der Kapselöffnung oder etwas seitlich von ihr verfolgen, wo er scharf und deutlich abgesetzt endigte. Bei der Entladung der Cniden wird das Knäuel nicht, wie Will anzunehmen gezwungen ist, entrollt, sondern zeigt ganz im Gegenteil die Tendenz, sich noch enger aufzuwickeln und zusammenzuschnurren.

Was für eine Funktion übt das fragwürdige Gebilde nun eigentlich aus?

Will (29) spricht dem Lasso nebst seinem Stiel ein gewisses Kontraktilitätsvermögen zu und hält es für einen komplizierten Muskel, der bei dem Entladungsprozeß der Cnide hervorragenden Anteil nimmt. Ferner glaubt er, daß ihm noch eine zweite, rein mechanische Rolle zufällt, die darin besteht, ein Herausreißen der Kapsel aus dem Zellverbande des Ectoderms zu verhindern. Er nimmt an, daß dem Knäuel dank seiner spiraligen Aufwicklung eine gewisse Elastizität eigen ist, die auf von außen ziehende Kräfte regulierend wirkt. Auch der Cnidoblastenstiel erhält durch die achsiale Muskelfaser eine weit größere Zugfestigkeit und läuft nicht so leicht Gefahr, durch die Bewegungen gefangener Beutetiere zerrissen zu werden. Toppe (27) vertritt ebenfalls den Standpunkt, daß das Fadenknäuel muskulösen Charakter trage. Er konnte zwar keine Kontraktion des Lassos selbst feststellen, wohl aber beobachten, daß der achsiale Muskelstrang, der den Cnido-

blastenstiel durchzieht, in einigen Fällen spiralig zusammengeschnurrt war. Es handelte sich hierbei durchweg um explodierte Cniden, während die intakten Nesselzellen keine Veränderungen der Muskulatur aufzuweisen hatten. Auch ich habe bei *Gemmaria* an entladenen Nematocysten sehr schön eine Verkürzung des Stielmuskels wahrnehmen können, welche die Resultate früherer Autoren in jeder Beziehung bestätigen. Der Faden schnurrt namentlich in seinem untern, der Stützlamelle zugekehrten Teile in enorm kleine, gelegentlich etwas weitere Spiralwindungen zusammen, die oft nur schwer auseinanderzuhalten sind und dem Muskelstiel eine fein-wellige Struktur verleihen (Taf. VIII, Fig. 10 *spw.*). Auch am Fadenknäuel lassen sich bei den explodierten Cniden geringe Veränderungen feststellen. Wenngleich es mir nicht gelang, wegen der dichten Aufwicklung des Bandes die einzelnen Spiraltouren zu verfolgen und auf Kontraktion zu untersuchen, so konnte ich doch ganz deutlich eine Verkleinerung des ganzen Lassos wahrnehmen. Wenn man nebeneinander zwei Nesselkapseln beobachtet, von denen sich die eine im Ruhezustande befindet, während die andre bereits entladen wurde, so kann man sich ohne Schwierigkeit davon überzeugen, daß das Fadenknäuel in der intakten Cnide lockerer aufgewunden ist und einen weit größeren Raum einnimmt als in der verbrauchten Nematocyste. Hieraus läßt sich mit einiger Sicherheit schließen, daß auch das Lasso kontraktil ist und am Entladungsvorgange der Nesselzelle Anteil nimmt. Daß dem spiralig verschlungenen Faden außer seiner Funktion als Muskel noch eine gewisse Elastizität zukommt, ist sehr wohl denkbar. Wenn man in Erwägung zieht, daß oft kräftige Beutetiere von den Polypen gefangen werden — ich konnte namentlich an frischem, eben eingebrachten Material diese Beobachtung machen —, so dürfte eine elastische Fähigkeit des Lassos sehr angebracht sein. Durch die Insertion des Stielmuskels an der Stützlamelle einerseits und die Umklammerung der Kapsel durch das Fadenknäuel und die muskulösen Längsfasern andrerseits wird eine weitgehende Sicherung und Verankerung der Cniden bewerkstelligt. Doch noch andre Vorkehrungen sind getroffen, um ein Herausschlüpfen der Nesselkapsel aus ihrer Plasmahülle zu verhindern. Am Entladungspol zeigt der Cnidoblast im ganzen Umkreise der dreieckigen Öffnung eine feine radiäre Streifung. Es scheint sich hierbei um stäbchenförmige Versteifungen des Plasmarandes zu handeln, die bezwecken, die Cnide in ihrer Bildungszelle zurückzuhalten. Bei den kleinen Nematocysten sind diese Gebilde sehr fein und zart gestaltet und zumeist sternförmig angeordnet (Taf. VIII, Fig. 13, *str. V.*). Bedeutend

schärfer und prägnanter treten sie bei den größeren ovalen Nesselzellen hervor, wo sie die Entladungsöffnung gleichmäßig umstellen und sich ähnlich den Muskelfasern der Cnide mit HEIDENHAIN tiefblau färben (Taf. VIII, Fig. 12, *str. V.*). Die Stäbchen laufen nach oben trichterförmig zusammen und setzen sich nach unten schwach divergierend eine kurze Strecke weit ins Plasma fort, um schließlich scharf abgeschnitten zu endigen. Mit den Muskeln treten diese Gebilde niemals in Verbindung.

Noch eines letzten wichtigen Bestandteiles der Nesselzelle muß kurz Erwähnung getan werden, des Cnidocils. Dieses gehört zu den Differenzierungen, die zuletzt im Plasma vor sich gehen. Es nimmt seinen Ursprung im Cnidoblasten und sitzt stets seitlich neben dem Öffnungspol der Kapsel, und zwar auf derselben Seite, auf der auch das Fadenknäuel gelegen ist (Taf. IX, Fig. 17, Textfig. 15 *cn.*). Eine Cnidocilröhre im Sinne JICKELIS (20), der eine cylindrische protoplasmatische Umkleidung des Faserhärchens annimmt, ist nicht vorhanden. Wohl aber kann man neben dem eigentlichen Cnidocil oder der Achsenfaser (*mfd.*) mehrere Nebenstäbchen (*nfd.*) wahrnehmen, die die mittlere Borste köcherartig umschließen und in ihrem oberen Teile nach Durchbrechung der Cuticula zu einer Röhre verschmelzen. Nach unten zu verlaufen diese »Begleitstäbchen«, wie sie TOPPE (27) nennt, schwach divergierend und setzen sich noch ein gut Teil ins Plasma fort, wo sie plötzlich scharf abgestutzt enden. Diese Fasern sind sicher lediglich dazu bestimmt, das eigentliche, sehr zarte Cnidocil zu stützen, und dürften mit der Reizleitung selbst nichts zu tun haben. Die mittlere Borste des Cnidocilapparates (*mfd.*) dringt tief ins Plasma ein, biegt in ihrem unteren Teile scharf ab und tritt bis an das Fadenknäuel heran. Nach oben zu überragt das Cnidocil die Begleitstäbchen ebenfalls um ein weniges und endet schließlich haarfein ausgezogen. Eine Angabe darüber, daß der reizleitende Apparat mit dem Lasso in Verbindung tritt, habe ich nirgends in der Literatur auffinden können. Bei *Gemmaria* ist sie zweifellos vorhanden, und ich halte diese Beobachtung deswegen für wertvoll, weil sie uns Aufschluß über die Funktion des komplizierten Muskelapparates gibt. Man hat ja von jeher dem Cnidocil die Fähigkeit zugesprochen, Reize aufzunehmen und weiterzuleiten, war sich aber nicht darüber klar, in welcher Weise diese der Muskulatur übermittelt werden. Bei den Nesselzellen von *Gemmaria* wird der aufgenommene Reiz direkt auf das Lasso und weiter auf den Stielmuskel übertragen, und auf diese Weise eine Kontraktion der muskulösen Elemente bewirkt. Die Längsmuskelfasern werden nicht direkt

innerviert. Hier wird der Reiz wahrscheinlich durch das Zellplasma mitgeteilt.

e. Der Einfluß der Muskulatur auf den Entladungsvorgang der Cnide.

Die Wirkung dieses Muskelapparates ist ohne weiteres klar und einleuchtend und für den Entladungsprozeß von der größten Bedeutung. Durch die Kontraktion der Muskulatur wird ein Druck auf die elastische Wandung der Kapsel ausgeübt, was zunächst die Kompression des Bläschens und die Sprengung des Deckels zur Folge hat. Ist nun hiermit die Rolle der kontraktilen Fasern beendet, oder nehmen sie noch weiteren Anteil bei der Ausstülpung des Nesselfadens? Dies ist eine vielumstrittene Frage, die bis heute nicht geklärt ist. Es würde zu weit führen, auf die verschiedenen Theorien, die über den Explosionsvorgang der Nesselkapseln aufgestellt worden sind, des näheren einzugehen. Nur wenige kurze Bemerkungen seien mir hierüber gestattet. Einige Forscher leugnen das Vorhandensein einer Nesselzellmuskulatur ja heute noch vollständig und nehmen andre Faktoren zur Erklärung des Entladungsproblems zu Hilfe. Ich erinnere nur an die Theorie Iwanzoffs (21), der als Hauptursache der Explosion die Quellbarkeit des Nesselsecrets ansieht. Durch Untersuchungen von Will (29) an lebenden, intra vitam gefärbten Syncorynen hat es sich jedoch herausgestellt, daß der Kapselinhalt keineswegs gallertig gelatinös ist, sondern als leicht bewegliche, tropfbare Flüssigkeit von großem Kapillarvermögen zu denken ist. Will sieht lediglich die Muskulatur der Nesselzelle und die Elastizität ihrer Kapselmembran als wichtigste Kraftquellen bei dem Entladungsvorgang an. Eine mitwirkende, aber untergeordnete Rolle spielen seiner Meinung nach noch einige andre Faktoren, unter denen Muskelkontraktionen des Polypen, Elastizität der Schlauchwand usw. zu nennen sind. Anders Toppe! Wenngleich unbedingter Anhänger der Muskeltheorie, so glaubt er doch auch an eine Quellbarkeit des Kapselinhaltes. Eingeleitet durch Muskelkontraktionen »wird der Entladungsvorgang erst vollendet durch Aufquellung des Secretes« der Nematocyste. Meiner Meinung nach bedarf es außer der Muskulatur und der Annahme einer elastischen Wandung des Bläschens keiner weiteren Kraftquelle, um die Cniden zur Explosion zu bringen, vielmehr dürften diese beiden Faktoren genügen, um den Entladungsvorgang in befriedigender Weise zu erklären. Der Nesselfaden in den Cniden von *Gemmaria* ist, wie erwähnt wurde, verhältnismäßig dünn und nicht sehr lang, sodaß bereits eine geringe Volum-

verminderung der Kapsel vollkommen ausreichend sein dürfte, um das Herausschleudern des Fadens zu bewirken. Der hierfür nötige Druck kann darum sehr wohl allein durch energische Kontraktion des hochentwickelten Muskelapparates ausgeübt werden.

Mit der Histologie der Nesselzellen will ich das Kapitel über den Polypen abschließen und kann nunmehr zur Beschreibung des Geschlechtstieres übergehen.

6. Die Meduse.

Die Meduse von *Gemmaria implexa* var. neapolitana gehört zur Familie der Cladonemiden und ist in dieser großen Gruppe wiederum zur Unterfamilie der Pteronemiden zu rechnen, jener eigentümlichen Medusen, deren unverzweigte Tentakel auf ihrer abachsialen äußeren Seite mit zahlreichen gestielten Nesselbatterien besetzt sind. Die kleine Qualle gehört zweifelsohne zu den interessantesten und reizvollsten Formen, die das weite Meer beherbergt. Es ist ein Bild unvergleichlicher Schönheit, dieses zierliche Geschöpf im Leben beobachten zu können, wie es mit seinen langen, mit unzähligen blinkenden und glitzernden Nesselknöpfen besetzten Armen langsam und graziös im Wasser dahinschwebt. Alle Forscher, die je Gelegenheit hatten, eine solche Meduse zu beobachten, haben die Schönheit dieses zarten Tierorganismus bewundert und gepriesen. Schon der Name »*Gemmaria*«, den Mac Crady für die kleine Qualle 1857 prägte, weist darauf hin, daß diese Form von Anfang an größte Sympathie genossen hat (*gemma* = Edelstein).

Die Meduse (Taf. IX, Fig. 18) besitzt zur Zeit der Loslösung vom Polypenköpfchen annähernd kugelige Gestalt und hat eine durchschnittliche Größe von 0,7 mm Länge und 0,8 mm Breite. Der Schirm ist wasserhell und durchscheinend und bei den jüngeren Tieren ziemlich gleichmäßig gestaltet und von mäßiger Dicke. Bei den älteren Exemplaren ändert sich die Beschaffenheit der Gallerte. Sie nimmt sehr bald im Scheitel beträchtlich an Dicke zu und verdünnt sich allmählich nach dem Glockenrande hin. Sehr oft zeigt die Umbrella vier vom distalen Pol nach dem Schirmrand außen herabziehende Längsfurchen, die je nach dem Kontraktionszustande der Meduse mehr oder minder tief in die Gallerte einschneiden. Die Glocke findet ihren Abschluß durch das schmale Velum (*ve.*), das eine weite Öffnung zum Ausströmen des Wassers offen läßt. Auf der Exumbrella ziehen vier perradial angeordnete, flaschenförmige Nesselpolster hin (*n. p.*), die uhrglasförmig vorgewölbt sind. Sie entspringen von den Marginalbulben als dünne Kanäle, erweitern sich dann allmählich und enden

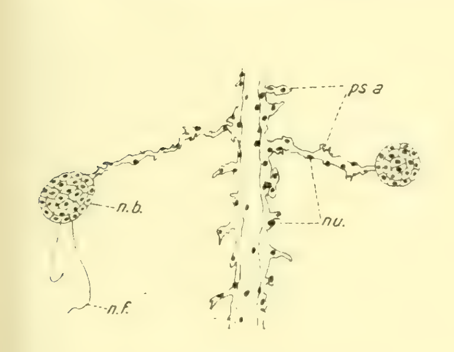
nach kurzem Verlauf schließlich blind in etwa ein Drittel der Umbrellahöhe. Nach Hargitt (15) sollen die Nesselschläuche über den tentakeltragenden Bulben kräftiger entwickelt sein als über den beiden andern, der Arme entbehrenden Wülsten. Ich konnte keinen Unterschied in der Größe dieser Gebilde feststellen. Im Innern der Nesselpolster sind große ovale Cniden enthalten, die in mehreren Längsreihen angeordnet sind. Über den histologischen Bau dieser Elemente werde ich mich an andrer Stelle noch zu äußern haben. Das braun gefärbte Manubrium hat cylindrische Gestalt und hängt bis zur Hälfte der Schirmhöhe in die Glocke herab. Es besitzt überall annähernd dieselbe Stärke und trägt an seinem Ende die einfache ungelappte Mundöffnung. Im Ectoderm des Magens sind unregelmäßig verstreut zahlreiche kleinere Nesselzellen eingebettet, die sich im untern Teile zu einem schmalen Nesselring zusammenschließen, der die Mundöffnung allseitig umgibt. Im Gegensatz zu Hartlaub (19) und Browne (6) konnte ich feststellen, daß bereits die jungen, eben erst frei gewordenen Quallen Gonadenanlagen aufweisen. Diese bilden radial unterbrochene, mehr oder minder dicke Keimzellenlager, die schwach vorgewölbt sind und namentlich im oberen und mittleren Teile des Manubriums auftreten (Textfig. 16, *eiz.*). Der untere Abschnitt des Magenrohres scheint sich nicht an der Bildung der Geschlechtsprodukte zu beteiligen. Die Ovarien — um solche handelte es sich durchweg — wurden wahrscheinlich infolge ungünstiger Lebensbedingungen vielfach rückgebildet. Jedenfalls ist es mir nicht geglückt, Medusen bis zur geschlechtlichen Reife heranzuziehen. Vom oberen Pol des Magens gehen vier einfache Radiärkanäle mittlerer Breite ab, die durch einen gemeinsamen Ringkanal in Verbindung stehen (Taf. IX, Fig. 18 *r.c.*). Eine lineare Anschwellung in der Mitte der Schläuche, die durch Wucherung des Entoderms bedingt sein soll, konnte ich bei der Neapler Qualle nicht beobachten. Das Gefäßsystem besitzt vielmehr überall annähernd dasselbe Lumen, und auch die Wandstärke ist durchweg dieselbe. Die Kanäle laufen in vier kugelig gestaltete Bulben aus (*t.b.*), die des Ocellus entbehren und eine orangegelbe bis dunkelbraune Pigmentierung zeigen. Nur von zweien der Randwülste gehen Fangarme aus. Diese tentakeltragenden, opponiert



Textfig. 16.

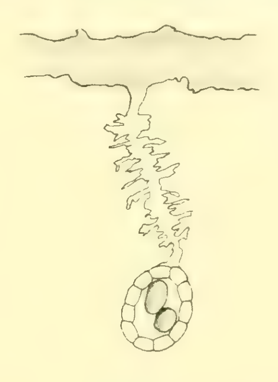
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Schnitt durch das Manubrium einer eben frei gewordenen Qualle, das wenige große Eizellen enthält. Vergr. 500. Heid.-Häm.

stehenden Bulben zeichnen sich durch ihre Größe von den beiden übrigen aus, die bedeutend kleiner sind und keine, auch nur stummelförmige Armanlage erkennen lassen (Taf. IX, Fig. 18). Die Tentakel der Meduse (*te.*) sind im ausgedehnten Zustande sehr lang und übertreffen den Durchmesser der Glocke gelegentlich um ein Mehrfaches. Sie sind auf ihrer äußeren, dem Manubrium abgewandten Seite mit zahlreichen Nesselbatterien (*n. b.*) versehen, die auf langen beweglichen Stielen sitzen (*n. st.*). Diese Behälter bestehen aus einem ovalen, allseitig geschlossenen Mantel kleiner Zellen (Textfig. 17, *n. b.*), in dessen Innerem drei bis vier eiförmig gestaltete Cniden liegen (Taf. IX, Fig. 19 *n. z.*). Flimmernde Cilien, wie sie Allman für die Nesselknöpfe seiner



Textfig. 17.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Ein Stück Tentakel mit seitlich abgehenden, gestielten Nesselbatterien. Das Ectoderm zeigt eine unregelmäßige, höckerige Oberfläche (*ps.a.*). Totalpräparat. Vergr. 300. Säurecarmin.



Textfig. 18.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Nesselbatterien mit stark kontrahierten Stielen. Vergr. 720. Delafields Häm.

Gemmaria angegeben hat, konnte ich nirgends nachweisen, woraus ich schließe, daß sie der Mittelmeerform fehlen.

Die Arme der Meduse sind einer weitgehenden Formveränderung fähig und zeigen eine ganz eigenartige äußere Struktur (vgl. Textfig. 17). Das Ectoderm der Tentakel stellt kein glattes Rohr dar, sondern ist durch Vorstülpungen und pseudopodienartige Ausläufer der einzelnen Zellen völlig uneben (*ps. a.*). Auch ihr Ende ist nicht, wie Allman angibt, gleichmäßig abgerundet, sondern ebenfalls in lauter feine Zipfel ausgezogen. Eine ganz ähnliche Beschaffenheit weisen die Stiele der Nesselknöpfe auf. Auch sie bilden, wie aus Textfig. 18 entnommen werden kann, namentlich in kontrahiertem Zustande diese eigentümlichen Fortsätze, die in ihrem Auftreten und Verschwinden tatsächlich an die Scheinfüßchen der Rhizopoden erinnern. Sie sind einer

geradezu erstaunlichen Ausdehnung fähig und können die Batterien 5- bis 12 mal an Länge übertreffen, wobei sie ganz dünn ausgezogen werden (Taf. IX, Fig. 19). Andrerseits veranlaßt sie die geringste Störung, sich blitzartig zu kontrahieren (Textfig. 18). Hierbei nimmt die Dicke der Stiele zu, und es bilden sich unregelmäßige Ausläufer und Höcker an ihrer Oberfläche, die bald blattförmig, bald fächerartig gestaltet sein können (Textfig. 19). Sehr oft werden die Träger der Nesselbatterien auch spiralig aufgewickelt (Textfig. 19) und auf diese Weise ähnlich dem Stiel einer Vorticelle verkürzt. Es ist eine auffallende Erscheinung, daß die Cnidophoren nur ausgestreckt sind, wenn die Meduse passiv im Wasser flottiert. Sobald sich die Qualle durch Muskelbewegungen ihrer Umbrella, also aktiv, vorwärts bewegt, ziehen sich sämtliche Stiele sofort zusammen, wobei sie ihre Länge bis auf einen kleinen Rest reduzieren können. Wie kommt nun diese schnelle Kontraktion zustande? Um dem Problem näherzukommen, muß ich auf die Histologie dieser eigenartigen Gebilde eingehen.

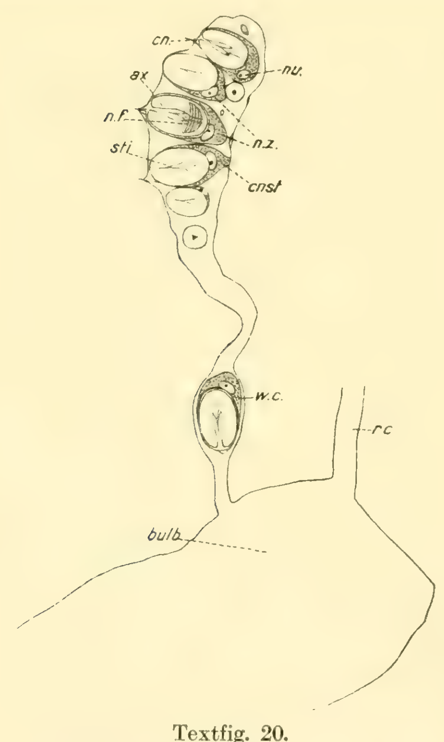


Textfig. 19.
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Blattförmige Ausläufer und spiralig verkürzte Fortsätze der Nesselzellstiele. Vergr. 270. Hämalaun.

Bereits Allman (1) hat versucht, eine Erklärung für das weitgehende Ausdehnungs- und Kontraktionsvermögen der Stiele zu finden. Er hielt die Träger der Nesselbatterien, wie bereits erwähnt wurde, für pseudopodienartige Ausläufer der Granula enthaltenden Sarkode des Tentakelectoderms, das in seiner Fähigkeit sich auszudehnen und zusammenzuziehen an die Scheinfüßchen der Rhizopoden erinnern sollte. Der Forscher sieht diese Bildungen also nicht für selbständige, aus einzelnen Zellelementen aufgebaute Organe an, sondern glaubt sie vielmehr als

protoplasmatische Ausstülpungen des Ectoderms bezeichnen zu müssen. Dieser Ansicht haben sich später HARTLAUB (19) und MURBACH angeschlossen. Einen ganz eigenartigen Standpunkt nimmt HARGITT (15) ein. Wenngleich er mit ALLMAN an der »sarcodal nature of the peduncles« festhält, so glaubt er doch annehmen zu müssen, daß noch ein andrer, rein mechanischer Faktor bei der Ausdehnung der Stiele eine Rolle spielt. Er denkt sich den Vorgang folgendermaßen: »The extension of the stalk bearing the nettling organ is apparently brought by a sort of rotary or oscillatory motion of the capsule, involving a spinning-like operation, by which the thread becomes extremely delicate almost to the point of invisibility. After attaining its full extension the capsule continues its motion for a variable time, when the stem finally contracts in a way to suggest that of Vorticella though without the coiling of the stem as in the latter organism. I am declined to regard the organ as probably possessed by a tactile function«. Ich kann mich der Meinung, daß die Stiele gleichsam nur Ausläufer der Ectodermzellen seien, keinesfalls anschließen. Sie stellen vielmehr, soweit ich dies beurteilen kann, Gebilde sui generis dar, die aus mehreren Zellen zusammengesetzt sind. Freilich sind die Konturen dieser Zellen nur in seltenen Fällen deutlich zu erkennen, wohl aber kann man aus dem Vorhandensein stark tingierbarer Kerne schließen, daß an der Bildung der Stiele mehrere kleine Zellen beteiligt sind. Der Zahl der Kerne nach zu urteilen, mögen 20—30 solcher Zellen hieran teilnehmen (vgl. Textfig. 17, *nu.*). Jede Einzelzelle ist weitgehender Formveränderungen fähig und in der Lage, pseudopodienartige Fortsätze auszusenden, die die unregelmäßige äußere Struktur der Nesselkapselträger bedingen. Können die verschiedenen Stielformen nun allein durch das Vermögen der einzelnen Bauelemente, sich auszudehnen und zusammenzuziehen, in befriedigender Weise erklärt werden? Diese Frage dürfte ohne Zagen bejaht werden, wenn sich nicht Zweifel über die Geschwindigkeit derartiger Formveränderungen geltend machen würden. Für gewöhnlich gehen solche Bewegungen des Plasmas nur sehr langsam vor sich, sodaß es sicher geraume Zeit dauern würde, ehe eine so weitgehende Änderung in der Gestalt und Struktur hervorgebracht wird. Bekanntlich erfolgt die Ausdehnung der Stiele aber sehr schnell und ihre Kontraktion beim geringsten Reiz fast momentan. Sollte da doch nicht ein andrer Faktor noch bei dem Vorgang beteiligt sein? Ich untersuchte die zarten Träger nochmals eingehend daraufhin und konnte denn auch nach mehrfachen Mißerfolgen auf gut geführten Schnitten, später oft schon an aufgehellten Totalpräparaten, eine tiefblau gefärbte Faser

wahrnehmen, die den Stiel seiner ganzen Länge nach durchzog (Taf. IX, Fig. 20 *m. f.*). Diese nimmt in ausgedehntem Zustande einen schwach welligen Verlauf und ist von geringer Stärke. In kontrahierten Trägern dagegen hat sich der Faden seiner ganzen Länge nach zusammengezogen und gleichzeitig an Dicke zugenommen. Doch nicht genug damit! Ausserdem ist er spiralig zusammengeschnurrt und hat sich in mehrere, je nach dem Kontraktionsgrade der Stiele bald engere, bald weitere Windungen aufgerollt. Die Faser setzt sich übrigens in den Tentakel fort und dringt bis zur Stützlamelle vor, der sie mit fladenförmiger Basis aufsitzt (*st. b.*). Ich halte diesen Strang für einen Muskel, der bei der Kontraktion der Nesselkapselträger eine wichtige Rolle spielen dürfte. Er ist es, der in erster Linie ihre Verkürzung herbeiführt. Zweifellos fällt diesem Spiralmuskel noch eine zweite, rein mechanische Aufgabe zu, die darin gipfelt, ein Zerreißen des dünnen Bandes, durch welches die Nesselbatterien mit dem Tentakel in Verbindung stehen, nach Möglichkeit zu verhindern. Er wirkt gleichsam regulierend auf von außen angreifende Zugkräfte gefangener Beutetiere, denen er das Gleichgewicht zu halten hat. Neben dem Muskelfaden sind selbstverständlich die einzelnen Ectodermzellen der Stiele bei der Kontraktion oder Ausdehnung der Nesselkapselträger beteiligt. Immerhin möchte ich ihrer Fähigkeit, ständig die Form zu ändern, eine weit geringere Bedeutung beimessen und die Verkürzung der Stiele hauptsächlich auf ein Zusammenschnurren des achsialen Spiralmuskels zurückführen.

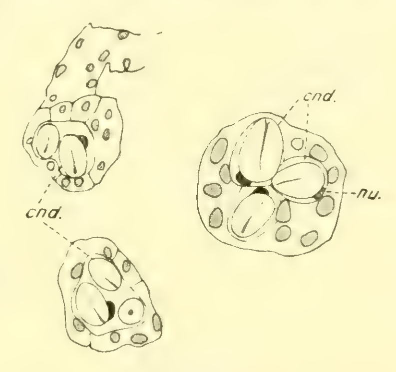


Textfig. 20.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Optischer Schnitt durch ein Nesselpolster auf der Exumbrella der Meduse. Vergr. 720. Ungefärbt.

Jetzt noch ein Wort über den histologischen Bau der exumbrellaren und tentakulären Nesselzellen!

Die Cniden in den Nesselpolstern der Exumbrella stellen hoch differenzierte Zellen dar, die alle zur Funktion wichtigen Bestandteile enthalten. Die Kapseln sind eiförmig gestaltet und haben eine durchschnittliche Größe von 0,016 mm Länge und 0,012 mm Breite (Textfig. 20). Auch sie setzen sich aus zwei verschiedenen Schichten zusammen, einer innern zarten Lage, der Propria, und der starken äußeren Sclera. Am oberen Pol des Bläschens stülpt sich die Propria nach innen ein und geht in den breiten Achsenkörper (*ax.*) über, an dessen Wandung im Innern drei äußerst kräftige Stilette sitzen (*sti.*). Der dünne Nesselfaden (*n. f.*) ist in regelmäßigen Windungen um sein achsiales Anfangsstück aufgerollt. Bei den ruhenden Nematocysten wird die Kapsel allseitig vom Plasma der Bildungszelle umgeben, das sich gelegentlich, aber durchaus nicht immer, mit einem kurzen Stiel an der Wandung des Cnidenbehälters festheften kann (*c. st.*). Dicht neben dem Öffnungspol der Nematocyste, der durch ein dreieckiges Deckelchen abgeschlossen ist, ragt das lange Cnidocil aus dem Plasma hervor (*cn*). An seiner Bildung sind eine Anzahl von Stäbchen beteiligt, die die eigentliche sensible Faser köcherartig umstellen. Der Zellkern (*nu.*) ist ziemlich groß und für gewöhnlich im untern Teile des Cnidoblasten gelegen. Weitere Differenzierungen fehlen den exumbrellaren Nesselzellen, vor allen Dingen konnten kontraktile Fasern hier nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.



Textfig. 21.

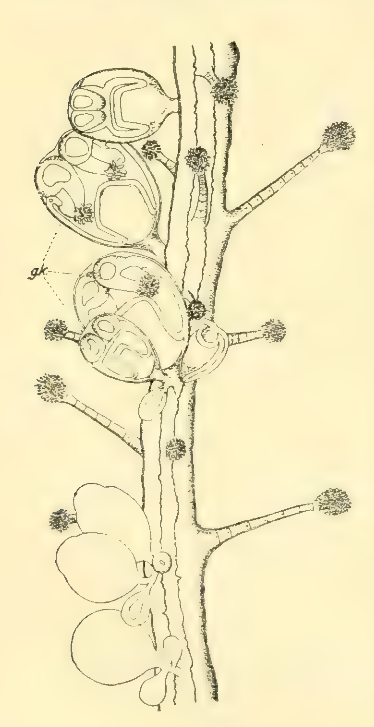
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Schnitte durch einige Cnidenbehälter, die drei bis vier sehr einfach gebaute Nesselzellen enthalten. Vergr. 1080. Heid.-Häm.

Von weit einfacherem Bau sind die Cniden in den Nesselbatterien der Tentakel. Die kleinen zierlichen Kapseln besitzen ovale Gestalt und haben eine mittlere Größe von 0,009 mm Länge und 0,005 mm Breite. In ihrem Innern liegt mehrfach aufgewickelt der lange Nesselfaden; er ist vollkommen glatt und entbehrt stets der Stilettbewaffnung (Textfig. 21). Das Nesselbläschen ist im Plasma der Bildungszelle eingebettet, die an ihrem basalen Ende den bohnenförmigen Zellkern birgt (*nu.*). Infolge des beschränkten Raumes, den die Batterien bieten, war es nötig, daß bei der Verteilung der Nematocysten äußerst sparsam verfahren wurde. So erklärt es sich, daß die

Nesselzellen dicht gedrängt angeordnet und ihre Cnidoblasten vielfach gegeneinander abgeplattet sind. Ein reizleitender Apparat ist nicht vorhanden. Auch muskulöse Elemente vermochte ich trotz Anwendung stärkster optischer Systeme nicht aufzufinden. Es ist jedoch sehr wohl möglich, daß sie lediglich wegen der Kleinheit der Cniden nicht wahrgenommen werden können.

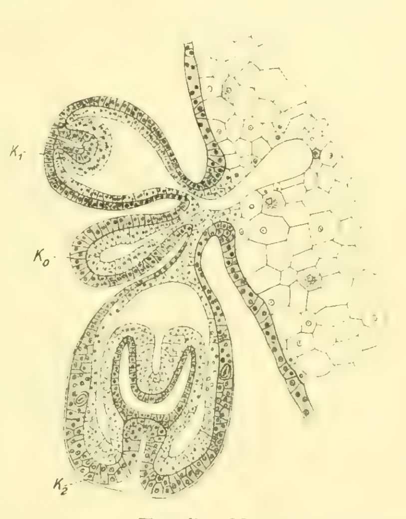
7. Die Knospung der Geschlechtsgeneration.

Die Knospung der Geschlechtsindividuen, zu deren Betrachtung ich jetzt übergehen will, findet während des ganzen Frühjahrs und Sommers statt. Besonders in den Monaten März bis Juni werden von den Hydranthen in reichem Maße Medusen gesproßt. Anzeichen einer Reduktion der knospenden Polypen, wie sie Allman in der geringeren Tentakelzahl und Größe der Tiere, sowie der gedrungenen Gestalt derselben zu sehen glaubte, konnte ich nicht auffinden. Im Gegenteil zeigten die größten und kräftigsten Individuen zuerst die Tendenz, Knospen zu treiben. Die kleinen Quallen entstehen also nicht an Blastostylen, sondern jeder Hydranth besitzt die Fähigkeit, Medusen hervorzubringen. Die Sexualknospen sind über den ganzen Polypenkörper verstreut und zwischen den Tentakeln, für gewöhnlich zu mehreren vereint, auf kurzen verzweigten Stielen angeordnet (Textfig. 22, *g.k.*). Oft jedoch entspringen sie auch einzeln vom Hydranthen und treten bald in den proximalen, bald in den distalen Teilen des Köpfchens auf. Durch die Stellung ihrer Medusenknospen unterscheidet sich die Neapler Species von sämtlichen nordischen Gemmarien, bei denen diese Gebilde stets einzeln am Polypen sprossen sollen. Nach Angaben von Hincks (17) und Allman (1), die durch Hartlaub bestätigt werden, sollen sie weiterhin nur im proximalen Teile des Köpfchens anzutreffen sein. Wie



Textfig. 22.
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Anordnung der Geschlechtsknospen (*g.k.*) am Hydranthenköpfchen. Vergr. 60. Säurecarmin.

dem auch sei; ich glaube nicht, daß diesen Charakteren eine wichtige systematische Bedeutung beizumessen ist. HARTLAUBS (19) Behauptung, daß die verstreute Stellung der Geschlechtsknospen und ihre Anordnung auf verzweigten Trägern in keiner bisherigen Beschreibung von *Gemmaria implexa* angegeben wird, besteht allerdings zu Recht und soll auch durchaus nicht bestritten werden. Ich meine nur, daß diese Merkmale gerade starken Schwankungen unterworfen sind. Habe ich doch Individuen auffinden können, wo die Medusen lediglich im proximalen Teile des Hydranthenköpfchens gesproßt wurden, während andre wiederum die verstreute Anordnung zeigten. Bei einzelnen Polypen blieben die Knospen solitär, bei den übrigen saßen sie zu einem Bündel vereinigt an verzweigten Stielen. Es läßt sich also keine scharfe Grenze in dieser Hinsicht ziehen, sondern es sind in ein und derselben Kolonie Übergänge vorhanden. Was die andern Kriterien anlangt, die HARTLAUB für die Trennung der Mittelmeerform von den nordischen Vertretern ins Feld führt, so käme nur noch die abweichende Beschaffenheit der peridermalen Stielverkleidung des Hydranthen in Frage, worüber ich mich bereits an andrer Stelle geäußert habe. Ich möchte zu diesem Punkt nur noch erwähnen, daß ALLMAN (1) das Vorhandensein von zwei perisarkalen Blättern für seine an der englischen Küste gefangenen Kolonien von *Gemmaria implexa* bestritten hat.

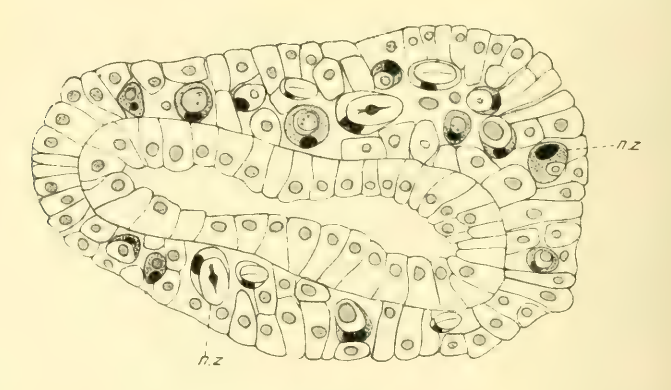


Textfig. 23.
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Verschiedene Entwicklungsstadien von Medusen. Vergr. 150. HEID.-Häm.

Der Knospungsvorgang verläuft in der üblichen, normalen Weise, sodaß es sich erübrigen dürfte, hierauf einzugehen. Einige kurze Bemerkungen nur seien gestattet. Die Knospung beginnt mit einer Vorstülpung der Polypenwandung, an der beide Keimblätter, Ectoderm wie Entoderm, in gleicher Weise beteiligt sind. Nach geraumer Zeit schnürt sich das Säckchen an seinem untern, dem Hydranthen zugekehrten Ende etwas ein (Textfig. 23, *ko.*) und gibt zur Bildung eines kurzen Stieles Anlaß. Die Knospe wächst nun weiter in die Länge und

nimmt allmählich eine schön ovale, distal etwas verbreiterte Form an (k_1.). Bald werden Manubrium und Tentakel angelegt. Auffallend ist die kräftige Entwicklung der Marginalbulben. Zunächst sind die vier Wülste annähernd gleich groß und wachsen in demselben Maße. Bald jedoch stellen die zwei, späterhin der Tentakel entbehrenden Bulben ihr Wachstum ein und bleiben in der Entwicklung zugunsten der beiden andern stark zurück. Diese aber treiben zapfenförmige Fortsätze, die in die Glockenhöhle hineinwachsen und sich als fertige Tentakel aus Mangel an Platz vielfach umbiegen, sodaß sie auf einem Querschnitt durch die Knospe mehrmals getroffen werden.

Die Bildung der exumbrellaren und tentakulären Nesselzellen setzt bereits sehr früh ein und ist schon auf Entwicklungsstadien der



Textfig. 24.
Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt. Anhäufung von Nesselkapselbildungszellen und fertigen Cniden im Tentakelbulbus einer knospenden Meduse. Vergr. Oc. 1. ZEISS Apochr. 2 mm. HEID.-Häm.

Meduse anzutreffen, wo sie noch gar nicht vermutet werden sollte. Die wichtigen Elemente werden zunächst im ganzen Schirmectoderm hergestellt. Besonders reichliche Mengen von ihnen finden sich gegen den Glockenrand zu angeordnet. Mit zunehmendem Wachstum der Qualle ziehen sich die Nesselkapselbildungszellen, bis auf die in den exumbrellaren Behältern zur Aufstellung kommenden Cniden, mehr und mehr nach den distalen Teilen der Knospe zurück und gelangen schließlich in die Tentakelbulben, wo sie ihrer weiteren Differenzierung und Vollendung entgegengehen (Textfig. 24 *n. z.*). Die fertigen Nematocysten wandern dann teils aktiv durch Eigenbewegung, teils passiv durch Druck- und Formveränderung der sie umgebenden Zellen auf die sich entwickelnden Arme über, indem sie stets mit ihrem basalen

Teile in der Bewegungsrichtung voranschreiten (Taf. IX, Fig. 21, *w. cn.*). Wir haben also auch bei der Meduse die interessante Erscheinung, daß die Cniden von »lokalisierten Bildungsstellen« nach ebenfalls »lokalisierten Verbrauchsstätten« wandern. Es liegt nahe zu fragen, weshalb wohl die Nesselzellen bereits im Ectoderm der Umbrella ihre Entstehung nehmen. Schon aus dem sehr frühen Auftreten ihrer Bildungszellen erhellt, daß zur Fertigstellung dieser für die Meduse so wichtigen Wehrorgane eine geraume Zeit nötig ist. Darum liegt es im ureigenen Interesse der Form, wenn diese Elemente so früh als möglich angelegt werden. Würde ihre Bildung in den relativ spät entstehenden Randwülsten oder gar erst in den Tentakeln selbst stattfinden, so dürfte die kurze Zeitspanne, die bis zur Vollendung der Meduse noch verbleibt, kaum ausreichen, um diese hoch differenzierten Waffen rechtzeitig zu liefern. Daß die Nesselzellen niemals in den Armen entstehen, geht am deutlichsten aus der Tatsache hervor, daß im Ectoderm der Tentakel keine Entwicklungsstadien von Cniden oder sonstige indifferente Zellen anzutreffen sind, aus denen sie sich bilden könnten. Nur wandernden Nematocysten begegnet man hier, die ihrem Verbrauchsort zueilen.

Die Nesselbatterien entspringen, wie gezeigt wurde, auf der dem Manubrium abgewandten Seite der Tentakel. Auch die Nesselzellen bevorzugen bei ihrer Wanderung die äußere Hälfte des Ectodermschlauches (Taf. IX, Fig. 21). Man kann namentlich an etwas weiter entwickelten Knospen sehr schön beobachten, daß die Nematocysten fast ausschließlich nur die eine Seite des ectodermalen Rohres bevölkern, wo sie in kurzen Abständen dicht aufeinander folgen. Je mehr die Meduse ihrer Vollendung entgegengeht, um so spärlicher fließt der Strom der Wandercniden, bis er schließlich ganz versiegt. Der Vorrat an gebildeten Nesselzellen wird für gewöhnlich nicht aufgebraucht; der Rest bleibt ruhig in den Randwülsten liegen und ist dazu bestimmt, die entladenen Nematocysten zu ersetzen.

Wie gestaltet sich nun die Bildung der ovalen Nesselbatterien und ihrer Stiele?

Sobald der Tentakel eine bestimmte Länge erreicht hat, beginnt das Ectoderm an seiner Außenseite zu wuchern. Es bilden sich zunächst pustelförmige Auftreibungen, die sehr bald längliche Gestalt annehmen und sich proximal einschnüren (Taf. IX, Fig. 22). Der Stiel (*st.*) ist vorerst noch ziemlich kurz, weist aber in seinem Innern bereits die kontraktile Faser (*mf.*) auf. In diese Behälter wandern die Cniden sehr früh ein, orientieren sich, indem sie die einzelnen Zellen auseinander-

drängen, und schaffen schließlich einen regelmäßig abgerundeten Innenraum, der allseitig geschlossen ist (Taf. IX, Fig. 23).

Was die Bildung der exumbrellaren Nesselpolster anbelangt, so ist dem schon Erwähnten nur noch weniges hinzuzufügen. Sie entstehen aus dem Ectoderm der Umbrella und kommen dadurch zustande, daß die an Ort und Stelle gebildeten Cniden das Zellgewebe auseinandertreiben und zur Bildung eines birnförmigen Hohlraumes Anlaß geben. Die ectodermale Decke dieser Behälter ist sehr dünn und wölbt sich flach nach außen vor, sodaß der Anschein erweckt wird, als ob diese Gebilde der Schirmoberfläche aufgekittet wären. Die verbrauchten Nematocysten werden aus den Tentakelbulben ergänzt, die durch einen feinen Kanal mit den Batterien in Verbindung stehen und ständig neue Cniden produzieren (vergleiche Textfigur 20). Ich muß hier noch mit einigen Worten auf eine Äußerung Günthers (11) eingehen, die dieser Forscher über den Ursprung und die Bedeutung jener Wehrorgane gemacht hat. Seiner Meinung nach dienen die exumbrellaren Nesselzellen nicht zum Beuteerwerb, da sie zu tief unter der Oberfläche des Körpers liegen sollen. Er sieht die Cnidenbehälter als entodermale Ausstülpungen des Ringkanales an und glaubt, daß sie den ectodermalen Nesselstreifen einer »*Zanclea*« oder »*Mnestra*« nicht homolog zu setzen sind. Was Günther zu der irrigen Ansicht geführt hat, entzieht sich meiner Beurteilung. Vielleicht haben ihn die dünnen Kanäle hierzu verleitet, durch die die Tuben mit den Bulben der Arme in Verbindung stehen. Diese Kanäle setzen sich jedoch nicht bis zum Ringgefäß fort, sondern endigen im Ectoderm des Tentakelwulstes. Ich muß daher der Ansicht, daß die exumbrellaren Nesselbatterien entodermalen Ursprungs seien, entschieden entgegentreten. Was ihre Funktion betrifft, so steht meiner Meinung nach nichts im Wege, sie für ausgezeichnete Waffen zu halten; denn der ectodermale Überzug der Polster ist von verschwindender Stärke und wird von einem hochentwickelten Cnidocil durchbohrt. Es unterliegt somit gar keinem Zweifel, daß die exumbrellaren Nesselzellen wie die normalen Cniden Wehrorgane, und zwar sehr kräftiger Natur darstellen, von deren Aktionsfähigkeit ich mich in mehreren Fällen selbst überzeugen konnte.

8. Die Bildung der Gonaden.

Die Entwicklung der Keimzellen beginnt, wie schon einmal kurz angedeutet wurde, bereits auf sehr frühen Stadien der Medusenknospung. Die Geschlechtsprodukte entstehen im Ectoderm des Manubriums und stellen längliche interradiale Anschwellungen dar (vgl. Textfig. 16,

eiz.), die sich von der Ansatzstelle des Magens bis zu etwa $^{3}/_{4}$ seiner Länge herabziehen. In Fig. 24, Taf. IX ist ein Querschnitt durch das Manubrium einer jungen Knospe gezeichnet, die noch keine Tentakelanlagen aufzuweisen hatte und doch schon die ersten Spuren der Keimzellenbildung erkennen läßt. Während das Ectoderm in den radial gelegenen Partien einschichtig ist und keinerlei Zellen enthält, die später zu Geschlechtsprodukten heranreifen könnten, kann man interradial vier Anschwellungen wahrnehmen, die durch Wucherung des Epithels hervorgerufen werden (*k. z.*). Die einzelnen Zellen liegen hier nicht mehr in einer Lage, sondern bilden mehrere Schichten, von denen die oberste epitheliale Elemente enthält, während die tieferen Keimzellen darstellen. Auf sehr frühen Entwicklungsstadien unterscheiden sich die Geschlechtszellen, wenn man von solchen überhaupt schon reden darf, kaum von den übrigen. Sie haben nahezu dieselbe Gestalt und Größe wie die gewöhnlichen Epithelzellen, und auch ihre Kerne zeigen keine besondere Beschaffenheit (Taf. IX, Fig. 24). Erst später findet eine allmähliche Differenzierung statt. Bald kann man deutlich unter dem eigentlichen Epithel kleine Eizellen mit ihrem charakteristischen Keimbläschen erkennen (Taf. IX, Fig. 25, *eiz.*). Nur ein kleiner Teil von ihnen scheint zu Eiern heranzureifen und zur Weiterentwicklung bestimmt zu sein; die übrigen dienen wahrscheinlich den im Wachstum bevorzugten Geschlechtszellen zur Nahrung. Hiermit stimmt auch die Angabe Hartlaubs (19) überein, daß die Gonade einer reifen *Gemmaria implexa* nur aus wenigen Eiern bestehen soll. Über die Entwicklung der Hoden und den Ort ihrer Entstehung kann ich leider keine Angaben machen, da die Kolonien, die ich untersuchte, durchweg weibliche Individuen produzierten.

Am Schlusse meiner Erörterungen angelangt, sei es mir gestattet, in wenigen Worten noch auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der beiden Genera »*Gemmaria*« und »*Zanclea*« einzugehen, die in letzter Zeit vielfach identifiziert und unter dem älteren Namen *Zanclea* zusammengefaßt worden sind. Ich möchte mich — um dies vorauszunehmen — entschieden gegen die Vereinigung der beiden Arten aussprechen. Bevor ich jedoch auf die Streitfrage selbst eingehe, mögen zum besseren Verständnis einige historische Bemerkungen am Platze sein.

Das Genus »*Gemmaria*« wurde 1857 von Mac Crady aufgestellt. Unter diesem Namen werden Medusen vereinigt, die zwei opponiert stehende Arme tragen, auf deren Dorsalseite an kontraktilen Stielen Nesselbatterien sitzen. Das Manubrium ist ziemlich kurz und trägt

an seinem Ende die kleine ungelappte Mundöffnung. Es sind vier einfache Radiärkanäle vorhanden. Zu ihnen parallel laufen birnförmig gestaltete Nesselpolster auf der Umbrella hin, die vom Glockenrande ausgehen und bis zu einem Drittel der Schirmhöhe an der Glocke entlang ziehen.

Bereits ein Jahr vorher hatte GEGENBAUR (10) im Golf von Messina ähnliche Medusenformen aufgefunden und unter dem Artnamen »*Zanclea*« beschrieben. Die Exemplare, die seinen Untersuchungen zugrunde lagen, besaßen jedoch stets vier Marginaltentakel mit den gleichen sekundären Anhängen und ebensoviel perradiale Nesselrippen, die sich allerdings über einen weit größern Teil der Glocke erstreckten und vom obern Pol der Meduse bis zur Basis der Arme zu verfolgen waren. Auch das Manubrium war anders gestaltet und in vier kurze orale Lappen ausgezogen. Einige Jahre später wurden die Medusen noch einmal von KEFERSTEIN und EHLERS am selben Orte aufgefunden, haben sich seitdem aber den Blicken der Forscher zu entziehen gewußt. Die Amme der eben beschriebenen »*Zanclea costata*« ist uns bis heute noch völlig unbekannt.

Wie aus den beiden kurzen Diagnosen entnommen werden kann, stimmt die *Gemmaria* MAC CRADYS zweifellos in manchen Merkmalen mit GEGENBAURS *Zanclea* überein. Anderseits finden sich aber bemerkenswerte Unterschiede, die eine Trennung beider Genera unbedingt erheischen. Zunächst besitzt *Gemmaria* keine oralen Lappen am Manubrium, ferner treten nur zwei Tentakel auf, die sich im Alter nicht zu vier ergänzen. Der Hauptunterschied besteht jedoch in der Anordnung der exumbrellaren Nesselzellen. Die für *Zanclea* charakteristischen Nesselrippen fehlen sämtlichen *Gemmaria*-Medusen und sind hier, wie erwähnt wurde, durch viel kürzere, anders gestaltete Nesselpolster ersetzt. Bis heute ist die Streitfrage, ob man die beiden Genera zu einem vereinigen soll oder nicht, noch unentschieden. Die einen Forscher fassen sie unter dem älteren Namen »*Zanclea*« zusammen, die andern treten energisch für die Beibehaltung beider Nomenklaturen ein. Ich persönlich neige der letzten Auffassung zu. Solange wir nicht in der Lage sind, auch die Ammenpolypen miteinander zu vergleichen, müssen wir beide Arten aufrecht erhalten, da die Geschlechtstiere tiefgreifende Unterschiede aufweisen, die ihre Trennung zweifellos erfordern. Wenn schon jetzt der Versuch gemacht wurde, sie zu vereinigen, so ist dies meiner Ansicht nach als unberechtigt, zum mindesten für verfrüht anzusehen.

Selbst wenn wir *Gemmaria*-Medusen mit vier Tentakeln auffinden

sollten, wie es Browne (6) und Hartlaub (19) gelungen zu sein scheint, sind wir noch nicht dazu berechtigt, sie als Zancleen anzusprechen, falls sie nicht auch in den andern Merkmalen mit dieser Form übereinstimmen.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

I. Polyp.

1. Das Cönosark des Hydranthen zeigt innerhalb des Peridermrohres verschiedene Beschaffenheit. Während das Ectoderm in den proximalen Partien des Hydrocaulus ein lockeres Gewebe ist, an dessen Bildung außer den Deckzellen noch interstitielle Zellen beteiligt sind, stellt es distal einen dichten, bedeutend niedrigeren Zellverband dar, der keine embryonalen Elemente aufweist und der Intercellularräume entbehrt.

2. Das obere Stielectoderm ist für wandernde Nesselzellen ein unüberwindliches Hindernis. Dies hat zur Folge, daß die Cniden, die im Ectoderm der mit Periderm bedeckten Weichteile der Kolonie ihre Entstehung nehmen und nach den Tentakeln des Polypenköpfchens wandern müssen, die enge Passage umgehen, indem sie kurz oberhalb ihrer Bildungsstätte die Stützlamelle durchbohren und durch das Entoderm in den Gastralraum gelangen. Ihre Bewegung erfolgt teils aktiv durch Pseudopodienbildung, teils passiv durch den Wimperschlag der Entodermzellen und die Muskelkontraktionen des Hydranthen. Die spätere Rückkehr der Nematocysten ins äußere Keimblatt geht auf umgekehrtem Wege wie sie es verlassen haben vor sich, also vom Gastralraum durch das Entoderm und die Stützmembran ins Ectoderm.

3. Die Wanderung der Nesselzellen findet nicht automatisch statt, sondern wird durch einen Reiz hervorgerufen, der wahrscheinlich durch die Explosion der Tentakelcniden oder Verletzungen ausgelöst wird. Dieser Reiz ist nicht nur die Ursache zur Bewegung überhaupt, sondern scheint den wandernden Zellelementen gleichzeitig die Richtung nach dem Ort anzugeben, wo sie gebraucht werden.

4. Alle wandernden Nematocysten stellen keine fertigen Gebilde dar, sondern entbehren zu ihrer Funktion wichtiger Bestandteile, die erst am Aufstellungsorte gebildet werden.

5. Nachdem die Cnide im Tentakelknopf angelangt ist, setzt sie sich mit der Basis ihres Cnidoblasten an der Stützlamelle fest und treibt einen langen Stiel, durch den sie an die Oberfläche des Armes befördert wird. Als letzte Differenzierung geht der reizleitende Apparat aus dem

Plasma hervor; er besteht aus einer mittleren sensiblen Faser, die wiederum von mehreren Begleitstäbchen, die lediglich Stützfunktion üben, umgeben wird.

6. Die ovalen Nesselzellen der Tentakel zeichnen sich durch einen höchst komplizierten Muskelapparat aus, der bei der Entladung der Kapsel hervorragenden Anteil nimmt. Er setzt sich aus vier oder sechs Einzelfibrillen zusammen, die vom unteren Cnidoblastenende nach dem Entladungspol des Bläschens laufen und für gewöhnlich etwas gewellt oder spiralig aufgewunden sind. Zu diesen Längsmuskeln gesellt sich noch ein zweites kontraktiles Gebilde, das Fadenknäuel oder Lasso. Es besteht aus vielen, unregelmäßig durcheinanderlaufenden Windungen, die von einem einzigen Faden gebildet werden. Nach unten zu geht es in den Cnidoblastenstiel über, durchzieht ihn seiner ganzen Länge nach und heftet sich schließlich mit breiter Basis an der Stützlamelle fest. Nach oben setzt sich das Lasso ebenfalls in einen Faden fort, der an der einen Seite der Kapsel entlang zieht und stets neben dem Entladungspol außerhalb des Bläschens endet. Im mittleren und distalen Teile des Knäuels hat der Faden homogene Beschaffenheit und läßt keine Zusammensetzung aus einzelnen Fäserchen erkennen. Nur in seinem proximalen Stielende löst er sich in feinste Fibrillen auf, die in die Stützlamelle eindringen und eine äußerst feste Verankerung des Nesselapparates bewerkstelligen.

7. Der von außen aufgenommene Reiz wird durch das Cnidocil direkt auf die Muskulatur der Cnide übertragen. Durch die energische Kontraktion der Fasern wird ein ziemlich starker Druck auf das Nesselbläschen ausgeübt, der die Explosion der Kapsel zur Folge hat. Dem Lasso kommt neben seiner Funktion als Muskel noch eine zweite, rein mechanische Aufgabe zu, die darin gipfelt, ein Herausreißen der Nesselzelle aus dem Verbande des Ectoderms durch sich wehrende Beutetiere zu verhüten. Ferner tragen stäbchenförmige Versteifungen des Cnidoblastenrandes dazu bei, die Kapsel im Plasma der Bildungszelle festzuhalten.

II. Meduse.

1. Die Knospungszone der Geschlechtstiere erstreckt sich über das ganze Köpfchen des Polypen. Die Medusen entspringen bald einzeln, bald an verzweigten Trägern zu mehreren vereint zwischen den Tentakeln des Hydranthen.

2. Die Anlage der Geschlechtsprodukte geht bereits auf sehr frühen Stadien der Medusenknospung vor sich. Die Gonaden stellen radia

unterbrochene Wucherungen des Magenectoderms dar, die viele kleine Keimzellen enthalten. Nur wenige dieser Keimzellen entwickeln sich jedoch zu Eiern, die übrigen werden von den im Wachstum bevorzugten Geschlechtszellen resorbiert.

3. Die exumbrellaren Nesselpolster der Meduse sind nicht als entodermale Ausstülpungen des Ringkanals anzusehen, sondern gehen aus dem Ectoderm der Umbrella hervor. Sie enthalten mehrere hoch differenzierte Nesselzellen, die sehr gefährliche Waffen darstellen und selbstverständlich beim Beuteerwerb Verwendung finden.

4. Die Nesselbatterien der Tentakel werden von einem allseitig geschlossenen Mantel kleiner Ectodermzellen gebildet, in dem drei bis vier einfach gebaute Cniden liegen. Sie werden von langen Stielen getragen, die ebenfalls ectodermalen Ursprungs sind und aus selbständigen Zellen bestehen, die großer Formveränderung fähig sind.

5. Die Verkürzung der Träger kommt in erster Linie durch Kontraktion eines Spiralmuskels zustande, der den Stiel seiner ganzen Länge nach durchzieht und an der Stützlamelle der Tentakel inseriert ist. Dieser muskulöse Strang trägt ferner dazu bei, ein Zerreißen des dünnen Plasmafadens nach Möglichkeit zu verhindern. Außerdem mögen die einzelnen Zellen des Stieles, die fähig sind, in weitgehendem Maße ihre Form zu ändern, bei der Ausdehnung beziehentlich Kontraktion der Träger beteiligt sein.

6. Alle Nesselzellen der sprossenden Meduse entstehen im Ectoderm der Umbrella. Mit der weitern Entwicklung der Knospe ordnen sich die späterhin in den Tentakeln zur Aufstellung kommenden, kleineren Cniden mehr und mehr im Bereiche des Glockenrandes an und wandern schließlich in die Bulben ein, wo sie ihrer Vollendung entgegengehen. Von hier aus treten sie auf die Arme über und dringen endlich in die inzwischen gebildeten Cnidenbehälter vor, wo sie sessil werden.

Nur durch die frühe Anlage der Nematocysten ist es möglich, daß die Qualle mit vollständiger Cnidenausrüstung zur Welt kommt. Würden die komplizierten Wehrorgane erst in den Tentakeln gebildet, so dürfte die kurze Zeit, die bis zur Loslösung der Meduse noch übrig bleibt, kaum ausreichen, um diese Gebilde rechtzeitig fertigzustellen.

7. Die exumbrellaren Nesselzellen entstehen da, wo sie später gebraucht werden, d. h. in den über dem untern Teile der Radiärkanäle gelegenen Ectodermpartien. Durch Auseinandertreiben der einzelnen Zellen bilden sie die charakteristischen Polster, die durch einen dünnen Kanal mit den Tentakelbulben in Verbindung stehen. In den

Randwülsten werden ständig Cniden produziert, die zum Ersatz verbrauchten Nesselzellmaterials bestimmt sind.

Wenn es mir geglückt sein sollte, die sich oft widersprechenden Angaben früherer Autoren zu klären und einige neue Beiträge zur Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte dieses interessanten Hydroiden geliefert zu haben, so dürfte der Zweck meiner Arbeit erreicht sein.

Leipzig, im Januar 1914.

Literaturverzeichnis.

1. Allman, Monography of the Tubularian or Gymnoblastic Hydroids. London 1871.
2. — Notes on the Hydroida. Ann. Mag. N. H. T. XIV. 1864.
3. — Notes on the Hydroid Zoophytes. Ann. Mag. N. H. T. IV. 1859.
4. Bedot, Recherches sur les cellules urticantes. Recueil zool. Suisse. T. IV. 1888.
5. E. T. Browne, British Hydroids and Medusae. Proc. zool. soc. London 1896.
6. — Report on Medusae found in Firth of Clyde. Proc. royal soc. Edinburgh. Vol. XXV. 1905.
7. Chun, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten Zool. Anz. Jahrg. IV. 1881.
8. — Die mikroskop. Waffen der Coelenteraten. Humboldt. Bd. I. Hft. 2.
9. Duplessis, Catalogue provisoire des Hydroides Medusipares observés durant l'hiver 1879/80 à la station zoologique de Naples. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. II.
10. Gegenbaur, Versuch eines Systems d. Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. 1857.
11. R. T. Günther, On the Structure and Affinities of Mnestra parasites Krohn, with a revision of the classification of the Cladonemidae. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1903/04.
12. Hadži, Über die Nesselzellwanderung bei den Hydropolypen. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XVII. 1907—09.
13. — Über die Nesselzellverhältnisse bei den Hydromedusen. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.
14. Haeckel, System der Medusen. Jena 1879.
15. Hargitt, Notes on some Hydroidea from the Bay of Naples. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1904.
16. — A few Coelenterates of Woodshole. Biologic. Bull. Bd. XIV. 1908.
17. Hincks, A History of the Britisch Hydroid Zoophytes. London 1868.
18. Hartlaub, Die Polypen und Quallen von Stauridium productum Wright. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.
19. — Craspedote Medusen. Nordisches Plancton 1907.

20. Jickeli, Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jbch. Bd. VIII. 1883.
21. Iwanzoff, Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. Bull. Soc. Nat. Moscou 1896.
22. Moebius, Über den Bau, den Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln. Abh. naturw. Ver. Hamburg 1866.
23. Motz-Kossowska, Contribution à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. Arch. zoolog. expérimentale. 4. Serie. Bd. III. 1905.
24. Murbach, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden. Arch. f. Nat. Gesch. Jg. 60. Bd. I. 1894.
25. K. C. Schneider, Histolog. Befunde bei Coelenteraten. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXVII. 1892.
26. — Mitteilungen über Siphonophoren I und V. Zool. Anz. Jahrg. 17. 1894 und Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XII. 1900.
27. Toppe, Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Nesselzellen der Cnidarier. Zool. Jahrb. Bd. XXIX. 1910.
28. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
29. Will, Über das Vorkommen kontraktiler Elemente in d. Nesselzellen d. Coelenteraten. Rostock 1909.
30. — Die secretor. Vorgänge bei der Nesselkapselbildung d. Coelenteraten. Rostock 1910.

Erklärung der Abbildungen[1].

Abkürzungen:

ax., Achsenkörper;
B.R., Bewegungsrichtung;
b.st., Basalstrang;
cbl., Cnidoblast;
cn., Cnidocil;
cnd., Cnide;
c.st., Cnidenstiel;
d., Deckel;
dr.ö., dreieckige Öffnung;
drz., Drüsenzelle;
ect., Ectoderm;
ect.z., ectodermale Zipfel;
e.E., ectodermale Einschnürung;
e.f., Einzelfibrillen;
eiz., Eizellen;
ent., Entoderm;
e.r., elliptischer Rand;
f.k., Fadenknäuel;
g.h., gelatinöse Hülle;
g.k., Geschlechtsknospe;
ha., Hals;
hc., Hydrocaulus;
hr., Hydrorhiza;
h.s., Hauptstolonen;
hy., Hypostom;
k., Knospe;
k.z., Keimzellen;
lm., Längsmuskeln;
mf., medianer Muskelstrang;
mfd., Mittelfaden = sensible Faser;
n., Kern;
n.b., Nesselbatterien;
nf., Nesselfaden;
nfd., Nebenfaden = Stützfaser;

[1] Alle Zeichnungen sind, sofern es nicht besonders erwähnt ist, unter Zuhilfenahme des Zeichenapparates ausgeführt worden.

n.k., Nesselknopf;
n.p., Nesselpolster;
n.s., Nebenstolonen;
n.st., Nesselkapselstiel;
n.subst., Nährsubstanz;
nu., Nucleus;
n.z., Nesselzellen;
o., Mundöffnung;
o.mf., obere Muskelfaser des Knäuels;
ö.p., Öffnungspol;
o.t., Oraltentakel;
p., Periderm;
p.b., Peridermbecher;
pl.sp., Plasmaspindel;
pr., Propria;
ps.a., pseudopodienartige Ausläufer;
r., Ringe am Periderm;
r.c., Radiärkanal;
s., Secretionszelle;
sc., Sclera;
s.h., Schutzhülle;
sple., Spirale des achsialen Stranges;
spw., Spiralwindungen;
st., Stiel;
st.b., Basis des Muskelstieles;
sti.(w.h.), Stilette;
stl., Stützlamelle;
str.v., streifenförmige Verdickungen am Entladungspol;
t.b., Tentakelbulbus;
te., Tentakel;
t.h., Tentakelhülle;
ve., Velum;
w.cn., Wandercniden;
w.z., Wimpercilien.

Tafel VIII.

Perigonimus Cidaritis Weismann.

Fig. 1. Totalpräparat eines anormal knospenden Hydranthen. Die jüngere Knospe (*j.g.k.*) sitzt unterhalb der älteren (*a.g.k.*). In Nelkenöl aufgehellt. Vergr. 65. Ungefärbt.

Fig. 2. Junge Meduse von *Perigonimus Cidaritis.* Vergr. 52. Ungefärbt.

Gemmaria implexa var. *neapolitana* Hargitt.

Fig. 3. Deckzellen des Ectoderms im Bereiche der Hydrorhiza. Vergr. 720. Heid.-Häm.

Fig. 4. Entodermzellen des Wurzelgeflechtes. Vergr. 720. Heid.-Häm.

Fig. 5. Entodermzellen im Bereiche des Hydrocaulus mit vereinzelten Drüsenzellen (*drz.*). Vergr. 720. Heid.-Häm.

Fig. 6. Knospender Hydranth von *Gemmaria implexa.* Totalpräparat in Nelkenöl aufgehellt. Vergr. 40. Ungefärbt.

Fig. 7. Entodermzellen aus dem Metastom des Polypen mit verschiedenen Entwicklungsstadien von Secretionszellen (*s.*). Eine Wandercnide ist zwischen zwei Zellen eingekeilt und steht im Begriffe ins Ectoderm überzutreten. Vergr. Oc. 3, Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 8. Bohnenförmige Nematocyste aus dem Stielectoderm des Polypen. Vergr. Oc. 3. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 9. Zur Wanderung fertige Nesselzellen von ovaler Gestalt mit längs verlaufenden Muskelfibrillen und dem charakteristischen Fadenknäuel ausgestattet. Letzteres ist noch nicht fertig, sondern geht seiner Vollendung erst am Aufstellungsorte der Cnide entgegen. Auch Cnidocil und Plasmastiel sind noch nicht vorhanden. Vergr. Oc. 3. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 10. Ausgeschleuderte Cnide. Der mediane Muskelstrang im Cnidoblastenstiel ist spiralig zusammengeschnurrt (*sp.w.*). Vergr. Oc. 3. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 11. Längsschnitt durch eine ovale Nesselzelle von *Gemmaria implexa*. Muskulatur. Vergr. Comp.-Oc. 8. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 12. Streifenförmige Verdickungen des Cnidoblastenrandes am Entladungspol der großen ovalen Nesselkapseln. In der Mitte die durch einen Deckel abgeschlossene, dreieckige Öffnung (*dr.ö.*), seitlich das Cnidocil (*cn.*) mit den es umstellenden Stützfasern. Vergr. Comp.-Oc. 18. Zeiss Apochr. 2 mm. Heidenhain-Häm. Halbschematisch.

Fig. 13. Dasselbe bei den kleineren ovalen Nematocysten. Comp.-Oc. 12. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm. Halbschematisch.

Fig. 14 u. 15. Querschnitte durch ovale Nesselzellen von *Gemmaria implexa*. Muskulatur. Vergr. Comp.-Oc. 8. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Tafel IX.

Fig. 16. Längsschnitt durch eine ovale Wandercnide von *Gemmaria implexa*. Muskulatur. Vergr. Comp.-Oc. 8. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 17. Schema einer schußfertigen Nesselzelle.

Fig. 18. Meduse mit nur wenig kontrahierten Tentakeln. Vergr. 85. Ungefärbt.

Fig. 19. Nesselbatterien an den Tentakeln der Meduse mit wenig kontrahierten Stielen. Vergr. 720. Delafields Häm.

Fig. 20. Muskelfaser (*mf.*), die im Innern der Träger verläuft und an der Stützlamelle festsitzt. Vergr. Oc. 5. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 21. Wanderung der Nesselzellen (*w.c.*) und

Fig. 22 u. 23. Bildung der Cnidenbehälter. Vergr. Comp.-Oc. 8. Zeiss Apochr. 2 mm. Heid.-Häm.

Fig. 24. Radial unterbrochene Wucherung des Magenectoderms einer jungen Geschlechtsknospe. Die obere Lage enthält epitheliale Elemente, während die tiefer gelegenen Schichten Keimzellen darstellen (*k.z.*). Vergr. 860. Heid.-Hämatoxylin.

Fig. 25. Schnitt durch das Manubrium einer älteren Medusenknospe mit interradial angeordneten Eizellen (*eiz.*) im Ectoderm. Vergr. 650. Heid.-Häm.

Zur Morphologie des Nervensystems von Helix pomatia L.

Von

Ernst Schmalz.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 16 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

In vorliegender Arbeit handelt es sich darum, die Lage und Gestalt der Ganglien genau zu untersuchen, sowie die von den Ganglien ausgehenden Nerven und deren Verzweigungen, soweit es mit dem Zeissschen Binocular möglich war, zu verfolgen und so die Innervationsgebiete der einzelnen Nerven festzustellen. Es darf gleich hier erwähnt werden, daß die zu den Untersuchungen verwandten Tiere in abgekochtem Wasser erstickt und dann 6—8 Stunden in 3- bis 4prozentige

Salpetersäure gelegt wurden. Dadurch trat eine Maceration der Gewebe mit Ausnahme der Nerven ein.

Histologische Untersuchungen sind nicht vorgenommen worden, weshalb die Nerven nur vom Austritt aus dem Ganglion an weiter verfolgt und ihre Ursprungsstellen im Innern nicht besonders festgestellt wurden.

Bei der Fähigkeit der Gastropoden, sich stark zu kontrahieren, wodurch natürlich die Nerven in Mitleidenschaft gezogen werden, ist es meines Erachtens nicht möglich, die Dicke eines Nerven genau, etwa in Millimetern, anzugeben, wie Böhmig es getan hat. Ich werde mich darauf beschränken, sie in dieser Beziehung mit andern Nerven zu vergleichen. Durch die Kontraktionen treten auch mehr oder weniger bedeutende Verschiebungen im Innern des Tieres ein, wodurch eine Änderung der gegenseitigen Lage der Nerven und Organe hervorgerufen wird. Deshalb ist es nicht immer möglich, eine für alle Fälle gültige Beschreibung zu geben. Diese wurde auch noch wesentlich durch den inkonstanten Verlauf vieler Nerven erschwert. Wo es möglich war, einen Normaltypus festzustellen, ist dies geschehen. In den andern Fällen mußten die hauptsächlichsten Variationen angegeben werden.

Zum Vergleich wurden eigene Untersuchungen an *Arion empiricorum* ausgeführt, wodurch vielfach das Verständnis der Verhältnisse bei *Helix pomatia* erleichtert und in mancher Beziehung eine Bestätigung der bei *Helix* erhaltenen Resultate erzielt wurde. Daß Arbeiten histologischer Natur ebenfalls herangezogen und bei Ausführung vorliegender Untersuchungen benutzt wurden, braucht kaum besonders erwähnt zu werden.

Die Arbeiten, die ich bei meinen eigenen Untersuchungen besonders zu berücksichtigen hatte, waren: Böhmig, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger Pulmonaten-Gastropoden; Meisenheimer, Die Weinbergschnecke und Haller, Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns. Ein Beitrag zur stufenweisen Entfaltung dieser bei den Achordaten.

Die Bezeichnung der Nerven übernahm Böhmig von von Ihering, auf den er auch in andern Punkten sich bezieht.

Die Untersuchungen von Simroth zeigen vorwiegend vergleichend anatomischen Charakter und kommen deshalb hier weniger in Frage.

Meisenheimer hat die Abbildungen von Böhmig übernommen und verschiedenes daran richtig gestellt. Die Bezeichnungen der Nerven hat er vielfach neu gewählt.

Die Angaben Hallers widersprechen zum Teil den meinen. Haller

untersucht vor allem eingehend den Globulus, einen Teil des Cerebralganglions; die wünschenswerte Ausführlichkeit und Genauigkeit fehlt dadurch bei den übrigen Teilen.

In allen den genannten Arbeiten werden die aus den Ganglien tretenden Nerven mit Innervationsgebiet nur namentlich angegeben, genauere Beschreibungen des Verlaufs dagegen fehlen. So hatte ich die Resultate der angeführten Arbeiten bezüglich des Centralnervensystems nachzuprüfen und zu erweitern, bezüglich der einzelnen Nerven und deren Verzweigungen war ich auf meine eigenen Untersuchungen angewiesen.

Über die Beziehungen der Sinnesorgane zu den Nerven ist eine umfangreichere Literatur als über die Nerven selbst vorhanden.

Die eingehenden Arbeiten über die Innervierung des Fußes von Biedermann: Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen und Simroth: Bewegungen unsrer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle des *Limax cinereoniger*, werden an geeigneter Stelle besprochen werden.

Alle Abbildungen geben die Ganglien und Nerven in ihrer Gestalt, ohne das umhüllende Bindegewebe, wieder; doch ist bei der Beschreibung letzteres genügend berücksichtigt worden.

Die Bezeichnungen der Ganglien und Nerven sind hauptsächlich von Meisenheimer übernommen. Einmal schienen sie mir am geeignetsten zu sein und dann ist es wohl auch von Vorteil, wenn man sich hierbei nur auf einen Autor stützt, um die schon bestehende Unklarheit und Mannigfaltigkeit der Nomenklatur nicht noch zu vermehren. Zudem hat Meisenheimer ja nach Möglichkeit die schon vorhandenen Bezeichnungen beibehalten und nur unbenannte und unpassend benannte Nerven neu bezeichnet.

Auch sind von Meisenheimer angewandte Namen vielfach zur Bezeichnung der andern Organe benutzt worden. Wo ich neue Bezeichnungen für bisher unbekannte oder unbenannte Nerven eingeführt habe, ist dies jedesmal angegeben.

I. Der Schlundring (Fig. 1).

Bei *Helix pomatia* liegen wie bei der Mehrzahl aller Pulmonaten die Ganglien in der vordern Hälfte des Tieres konzentriert. Alle Organe des Körpers werden von hier aus innerviert. Die Ganglien bilden, mit Ausnahme der Buccalganglien, mit ihren Commissuren und Connectiven einen Schlundring um den Darm. Unter Commissuren sind hier der neuern Bezeichnung entsprechend die Verbindungen der Ganglien-

hälften, unter Connectiven die Verbindungen verschiedener Ganglien verstanden.

Die Cerebralganglien (Fig. 1 *cg*) liegen beim ausgestreckten Tier dem Ösophagus auf. Seitlich um den Darm und die Speichelgänge herum laufen von den Cerebralganglien das Cerebropleuralconnectiv (Fig. 1 *cplc*) zu den Eingeweideganglien (Fig. 1 *eg*) und das Cerebropedalconnectiv (Fig. 1 *cpc*) zu den Pedalganglien (*pdc*). Diese beiden Ganglien (*eg*, *pdc*) liegen unter dem Ösophagus, so daß man wie BÖHMIG ein supra-ösophageales und ein infra-ösophageales Ganglion unterscheiden kann.

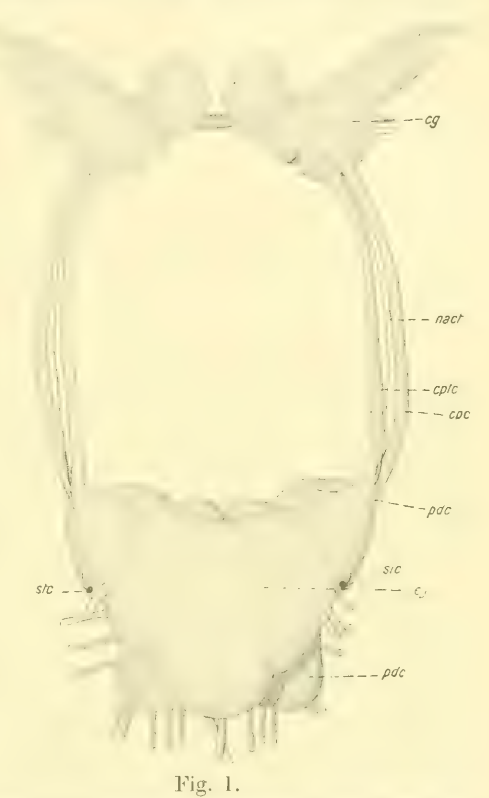


Fig. 1.

Schlundring in Dorsalansicht mit Nervus acusticus (*nact*) und Statocyste (*stc*). Das umhüllende Bindegewebe ist, wie auch in den folgenden Figuren nicht gezeichnet. Die Buchstabenerklärung für sämtliche Figuren findet sich am Schluß der Arbeit.

Die Eingeweideganglien (Fig. 1, *eg*) bestehen nun ihrerseits wieder aus fünf Ganglien, deren Benennung in der Literatur eine recht verschiedene ist. Hier wird, wie bei MEISENHEIMER, die Nomenklatur angewandt, welche HESCHELER in »LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere« verwendet.

Danach sind die äußersten der Eingeweideganglien die Pleuralganglien (Fig. 6*a*, 6*b*, *plg*), darauf folgen nach innen zu die Parietalganglien (Fig. 6*a*, 6*b*, *pcl*, *pcr*) und zwischen diesen liegt das Visceralganglion (Fig. 6*a*, 6*b*, *vc*). Die beiden Pedalganglien (Fig. 1, *pdc*) liegen unter den Eingeweideganglien, etwas näher dem Kopfende des Tieres zu als diese und sind mit ihnen durch zwei Pleuropedalconnective (Fig. 6*b*, 11*a*, *ppc*) verbunden. Während die Pedalganglien in horizontaler Lage der Muskelmasse des Fußes aufliegen (Fig. 13*a*), sind die Ein-

geweideganglien nach vorn abwärts geneigt. Durch den entstandenen keilförmigen Spalt tritt die Aorta (Fig. 5, *a*) zwischen den Eingeweide- und Pedalganglien hindurch. Nach den Seiten treten dann, noch zwischen den Eingeweide- und Pedalganglien die Cerebralarterien (Fig. 3, *ac*) ab, die im Schlundring nach vorn verlaufen und hauptsächlich Äste an die Cerebralganglien, den Mund, die Tentakel, die Körperhaut und auf der rechten Seite zum Penis abgeben.

Wenig weiter nach vorn, den Cerebralarterien benachbart, tritt die Arteria buccalis an der Aorta aus und behält die Richtung der letzteren bei. Die Aorta selbst tritt dann im Bogen um die Pedalganglien herum, um als Arteria pedalis (Fig. 14 ap_1), parallel der Aorta, im Fuß nach hinten zu verlaufen und diesen mit einer Anzahl Seitenäste — auf Fig. 14 sind die ersten mit ap_2 bezeichnet — zu versorgen. Vielfach laufen diese Blutgefäße mit Nerven zusammen. Ich erwähne hier die Verzweigungen der Aorta, um später nicht nochmals darauf zurückkommen zu müssen.

Ein Teil des Columellarmuskels zieht im nichtkontrahiertem Zustand unter dem Darm zum Schlundkopf. Dieser paarige Muskel (Fig. 3, *bm*) bedeckt dann die Unterschlundganglien (Fig. 1, *eg*, *pdc*) meist vollständig. Kontrahiert sich dagegen der Muskel, so wird der Schlundkopf durch den Schlundring hindurchgezogen und dadurch nimmt letzterer beliebige Lagen zwischen Radula und dem vorderen Ende des Ösophagus ein. Man vergleiche die Lage des Schlundringes auf Fig. 3 und 15.

Die Cerebralganglien liegen weiter nach vorn als die Unterschlundganglien, dadurch erhält der Schlundring eine nach vorn geneigte Lage (Fig. 15). Sämtliche Ganglien, Commissuren und Connective des Schlundrings sind von einer gemeinsamen starken Bindegewebshülle umgeben, so daß der ganze Schlundring dadurch das Aussehen einer quadratischen oder rechteckigen Fensteröffnung erhält. Die Bindegewebsschicht setzt sich längs der einzelnen Nerven mehr oder weniger stark fort. Bei jungen Tieren ist das umhüllende Bindegewebe noch schwach entwickelt, man kann dann oft durch die dünne Bindegewebsschicht schon die Ganglien genau sehen. Leicht läßt sich beim erwachsenen Tiere das Bindegewebe von den Eingeweideganglien entfernen, während dies bei den Cerebralganglien schon schwieriger ist und eine Trennung der Eingeweide- von den Pedalganglien erst nach einiger Übung gelingt.

II. Die Cerebralganglien (Fig. 2 *a*, *b*).

Die Cerebralganglien bestehen aus zwei, durch eine kräftige Commissur (*cc*) verbundene Ganglien, die in ihrer Form nie ganz überein-

stimmen. Ihre größte Breite beträgt 3—3,5 mm. Die Commissur ist nach dem Hinterende des Tieres zu leicht ausgebuchtet und mündet in breitem Ansatz in der Mitte der Unterseite des Ganglions. Das Bindegewebe verdeckt die Gestalt der Ganglien fast vollkommen. Am stärksten ist es in der Mitte zwischen den Ganglien und nimmt nach den Seiten, nach denen Nerven verlaufen, langsam an Mächtigkeit ab. Die Nerven der Cerebralganglien sind in diese Bindegewebsschicht eingebettet, haben aber nicht, wie die meisten Nerven der andern Ganglien, eine eigene starke Bindegewebshülle. Zwischen den beiden Cerebralganglien ist das Bindegewebe nicht nur am stärksten, sondern zeigt hier auch eine besondere Färbung: es ist gelb bis braungelb pigmentiert, während sonst das Bindegewebe eine grauweiße Färbung hat. Nach dem großen Fühler zu ist es dunkel pigmentiert. HALLER nennt die Cerebralganglien »Gehirn«; nach ihm »läßt sich die Form jeder Gehirnhälfte mit einer Scheibe von verzerrter Form vergleichen, der nach vorn ein Ellipsoid und seitlich am Beginn der Quercommissur ein nierenförmiges Gebilde angesetzt sind«. Weiter unterscheidet HALLER auf Grund histologischer Untersuchungen in Übereinstimmung mit BÖHMIG drei Abteilungen in jeder Gehirnhälfte. Er schreibt darüber folgendes: »Der erste Abschnitt besitzt nach BÖHMIG ,einen centralen Ballen von Punktsubstanz, der an seiner Peripherie von einer Ganglien-, schicht begleitet ist. Dieser Zellbelag variiert aber an Mächtigkeit Form und Größe der Zellen außerordentlich'.

Die zweite Abteilung ist der medianen Hälfte des vorderen Ganglienrandes angefügt, von ellipsoider Form mit kreisrundem Querschnitt. In ihrer Bildung weicht diese Abteilung von den beiden andern ab, denn, während bei diesen eine den ganzen Punktsubstanzballen umhüllende Rindenschicht von Zellen vorhanden ist, liegt dort das Zelllager neben dem Punktsubstanzballen, und zwar auf der äußeren Seite desselben'.

Die dritte Abteilung der jederseitigen Hirnhälfte ist die kleinste und medianwärts gelegene, sie ist den beiden andern insofern nicht gleichwertig, ,als sie nur von einem Ganglienzellenlager ohne Punktsubstanzballen gebildet wird'. Diese Abteilung bilden große Zellen und sie soll keinem Nerven zum Ursprung dienen«.

Auch rein äußerlich betrachtet lassen sich diese drei Teile des Ganglions unterscheiden, wenn auch die Grenzen zwischen ihnen im Ganglion schwieriger anzugeben sind. Die Abschnitte BÖHMIGS I, II und III sind im Folgenden mit Metacerebrum, Protocerebrum und Mesocerebrum bezeichnet. Diese Bezeichnungen werden auch allgemein

für die Teile des Insektengehirns angewandt. B. de Nabias hat sie für die Gastropoden eingeführt, doch ist hier über die einzelnen Funktionen dieser Teile bis jetzt Genaues noch nicht bekannt.

Protocerebrum.

Das Protocerebrum (der Abschnitt II bei Böhmig) [Fig. 2*a*, 2*b*, *Pc*], das mit seinem äußeren Teile meist durch das Bindegewebe schon deutlich sichtbar ist, soll nach genanntem Autor eine ellipsoide Gestalt besitzen. Dieser Vergleich scheint mir nicht passend gewählt, eher stimme ich mit Haller überein, der es konisch nennt. Nach meinen Untersuchungen hat dieser Teil des Ganglions die Form eines abgestumpften Kegels, der mit seiner breiten Grundfläche der übrigen



Fig. 2*a*.
Die Cerebralganglien mit austretenden Nerven (Dorsalansicht).

Ganglienmasse ansitzt. Sein Querschnitt ist an seiner Grundfläche kreisförmig und wird gegen das dünnere Ende zu ellipsenförmig, wobei die Abplattung in einer der Fußsohle des Tieres parallelen Ebene erfolgt. Die obere Grundfläche des Kegels ist gewölbt und liegt weiter nach außen, als der breitere Fuß. Die Lage des Protocerebrums in der Medianebene, wie Böhmig, Haller und Meisenheimer sie in ihren Zeichnungen angeben, wird in Wirklichkeit wohl nie ganz erreicht werden. Das Protocerebrum unterscheidet sich schon durch seine helle, fast weiße Farbe von den übrigen Ganglienteilen, seine Oberfläche ist meist gleichförmig glatt und zeigt nicht die Granulation der andern Teile.

In diesem Abschnitt haben nach den bisherigen Angaben (Böhmig und Haller) keine Nerven ihren Ursprung. Zwar treten an der dem

Kopfende am nächsten gelegenen Ecke eine Anzahl Nerven aus, doch verzweigen sich diese von einem Nervenstamm, der in dem hinter dem Protocerebrum gelegenen Ganglienteil entsteht und, auch äußerlich vielfach sichtbar, durch das Protocerebrum nur seinen Weg nimmt.

Der stärkste dieser Nerven ist der Nervus olfactorius (Fig. 2*a*, 2*b*, *nol*, s. S. 518). Böhmig nennt ihn Nervus ommatophorus, der nach Ansicht von Meisenheimer, wie nach der von Böhmig den Nervus opticus (Fig. 2*a*, *nop*) enthält. In Wirklichkeit ist aber der Nervus opticus (s. S. 519), wie schon Leydig richtig gesehen, stets ein selbständiger Nerv, allerdings ein Seitennerv des Nervus olfactorius, der aber schon innerhalb des Ganglions oder kurz nach Austritt des Nervus olfactorius aus dem Ganglion von diesem sich abzweigt. Meist sind sogar, wie Hensen schon richtig beobachtet hat, zwei derartige Nerven vorhanden.

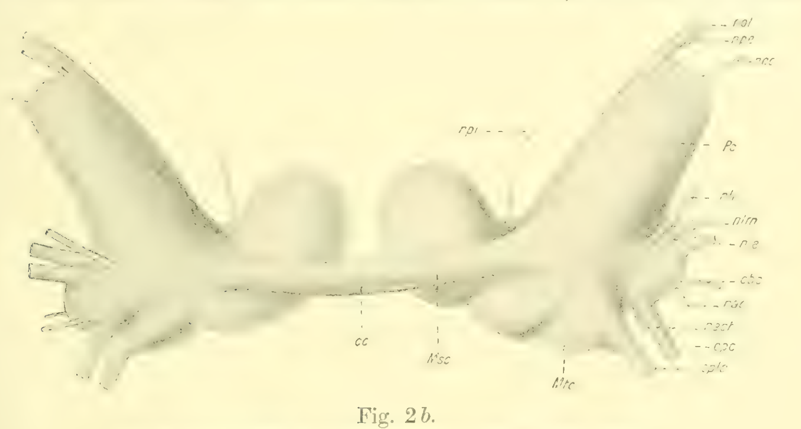


Fig. 2*b*.
Die Cerebralganglien mit austretenden Nerven (Ventralansicht).

Ein Nerv, der an Stärke eine Mittelstellung zwischen dem Nervus olfactorius (Fig. 2*a*, 2*b*, *nol*) und dem Nervus opticus (Fig. 2*a*, *nop*) einnimmt, zweigt sich nahe am Ganglion von dem Nervus olfactorius ab und läuft zur Tentakelscheide (Fig. 3, *tsch*). Ich bezeichne ihn nach Meisenheimer als Nervus peritentacularis externus (Fig. 2*a*, 2*b*, *npe* [s. S. 520]). Es ist wohl der Nerv, den Böhmig folgendermaßen beschreibt: »Bald nach seinem« (des Nervus olfactorius) »Austritt zweigt sich ein feiner Nerv ab, der sich in der Umgebung des Mundes verliert«. Diese Nerven verlassen das Ganglion alle an dem vorderen Rande der oberen Kegelfläche, an dem hinteren Rande tritt noch ein Nerv aus, der bis jetzt noch nirgends erwähnt wurde. Deutlich zu sehen ist er nur bei ganz jungen Tieren, und hier hat er die Dicke des Nervus peritentacularis externus. An seiner Austrittsstelle ist er deutlicher zu erkennen,

als in seinem späteren Verlauf. Er führt zur Haut in der Nähe des großen Fühlers, ich möchte ihn deshalb Nervus cutaneus cephalicus (Fig. 2 *ncc* [s. S. 520]) nennen. Bei *Arion empiricorum* habe ich ihn genau wie bei *Helix pomatia*, nur stärker und gleichmäßiger, gefunden. Ob dieser Nerv sich vom Stamme des Nervus olfactorius abzweigt oder einen gesonderten Ursprung im Protocerebrum hat, muß durch histologische Untersuchungen noch festgestellt werden. Den Nerven: Nervus olfactorius, Nervus peritentacularis externus und Nervus cutaneus cephalicus scheinen in der Abbildung von Haller die Nerven 2, 3 und 4 zu entsprechen, von denen er allerdings nur den Ursprung angibt.

Mesocerebrum.

An den eben besprochenen Abschnitt schließt sich medianwärts ein nieren- oder eiförmiges Gebilde an (Fig. 2, *Msc*), der Abschnitt III Böhmigs, das Mesocerebrum Meisenheimers, das in seiner Gestalt größeren Änderungen unterworfen ist als die andern Teile des Ganglions. Auch sind die beiden Mesocerebra eines Ganglienpaares nie ganz gleich. Das Mesocerebrum bildet mit dem Protocerebrum an der gemeinsamen Ansatzstelle einen tiefen Sattel, der sich meist in Gestalt einer Einsenkung auf dem Ganglion weiter nach hinten zieht und wohl als Grenze zwischen dem Mesocerebrum und dem dritten noch nicht beschriebenen Teil des Ganglions angesehen werden kann. Doch sind diese Verhältnisse recht inkonstant, wie Fig. 2 zeigt. Aus genanntem Sattel tritt an der Unterseite des Ganglions nahe dem vorderen Rande ein Nerv, den ich wie Meisenheimer Nervus peritentacularis internus (Fig. 2*a*, 2*b*, *npi* [s. S. 521]) nennen will. Böhmig hat ihn nicht benannt. Dieser Nerv innerviert zusammen mit dem Nervus peritentacularis die Fühlerscheide des großen Fühlers. Er ist etwas schwächer als der Nervus peritentacularis externus und verläuft nach vorn über den Schlundkopf hin. Nach der Figur, die Böhmig gibt, hat dieser Nerv auch seinen Ursprung in dem dritten, noch nicht beschriebenen Teil des Ganglions. Die Farbe des Mesocerebrums ist ein dunkles Gelb. Weitere Nerven treten aus ihm nicht aus, haben nach obigem auch in ihm keinen Ursprung.

Metacerebrum.

Ungefähr im rechten Winkel legt sich der dritte und größte der drei Ganglienabschnitte (Fig. 2*a*, 2*b*, *Mtc*) — der I. Abschnitt Böhmigs, das Metacerebrum Meisenheimers — den beiden andern an. Beide Autoren nennen seine Form »verzerrt scheibenförmig«. Grob ausgedrückt hat

er eine Mittelform zwischen einer Ellipse und einem Rechteck. Die Außenseite dieses Teils ist charakterisiert durch meist drei kleine, wulstartige Ausbuchtungen, die sich gegen die Ganglienmitte in eine Ebene ausgleichen. Diese Ebene ist nach der Außenseite des Ganglions zu abwärts geneigt. Der mediane Wulst ist am umfangreichsten, dem Mesocerebrum ähnlich, auch granuliert. Allgemein nimmt die Granulation vom Mesocerebrum nach den Seiten zu allmählich ab. Der zweite Wulst verjüngt sich an seinem äußern Rand in das Cerebropleuralconnectiv (Fig. 2 *cplc*); diesem benachbart verläßt am innern Rand der dritten Ausbuchtung das Cerebropedalconnectiv (Fig. 2, *cpc*) scharf abgesetzt das Ganglion. Die beiden Connective sind gleich stark, etwas bedeutender an Umfang als der Nervus olfactorius. Zwischen ihnen tritt der äußerst dünne Nervus acusticus (Tig. 2 *a*, 2 *b*, *nact* [s. S. 525]) aus dem Ganglion. Die übrigen Nerven und das Cerebrobuccalconnectiv (Fig. 2, *cbc*) treten aus dem dritten Wulst aus, letzteres stets auf der Unterseite dieser Ausbuchtung in der Nähe der Einmündung des Cerebropedalconnectivs. Doch nie habe ich wie Haller gesehen, und Böhmigs und Meisenheimers Angaben stimmen hierin mit den meinen überein, daß es in das Cerebropedalconnectiv eintritt. Es ist nicht so stark, wie die beiden Schlundringconnective.

Ein dünner Nerv, dem Nervus opticus etwa entsprechend, den ich bisher in der Literatur noch nicht, wohl aber bei *Arion empiricorum* gefunden habe, verläßt das Ganglion am mittleren Teil des Randes dieser Ausbuchtung. Da er zur Arteria cerebralis (Fig. 3, *ac*) geht, heißt er am besten Nervus arteriae cerebralis (Fig. 2 *a*, 2 *b*, *nac*). Am vordern Teil des Randes dieser Ausbuchtung, an der Grenze zum Protocerebrum verlassen zwei Lippennerven, Nervus labialis medianus (Fig. 2 *nlm* [s. S. 522]) und hinter diesem Nervus labialis externus (Tig. 2 *nle* [s. S. 522]) nach Meisenheimer in gleicher Stärke, die der des Nervus olfactorius wenig nachgibt, das Ganglion. Meist zweigen sich vom Nervus labialis medianus, den Böhmig Nervus facialis nennt, auf der rechten Körperseite ein oder zwei Penisnerven ab. Der dritte Lippennerv Nervus labialis internus (Fig. 2 *b* *nli* [s. S. 523]) verläßt das Ganglion auf der Unterseite medianwärts vom Nervus labialis medianus, nicht weit vom seitlichen Rand, und ist schwächer als die beiden andern. Nach der Abbildung Böhmigs teilt sich der Nervus labialis internus in zwei Äste, Böhmig hat aber diese Teilung in seiner Arbeit nicht erwähnt. Meisenheimer (s. S. 28) gibt die Figur in Anlehnung an Böhmig, zeichnet aber nur einen Nerven; ich habe auch nie eine derartige Verzweigung gesehen.

Nach der Zeichnung von HALLER können die Nerven 1, (5, 6), 7 und 8 nur den Nerven: Nervus peritentacularis internus, Nervus labialis internus, Nervus labialis medianus und dem Nervus labialis externus entsprechen. Im allgemeinen stimmen die Angaben von HALLER mit denen von BÖHMIG und MEISENHEIMER wenig überein. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen kann ich mit denen der beiden Letzteren viel eher in Einklang bringen, als mit denen von HALLER.

Von der Arteria cerebralis tritt ein Seitenast über die beiden stärkeren Lippennerven hinweg zum Ganglion, verläuft hier unter dem Bindegewebe dem Ganglion fest aufliegend bis zu dessen Mitte und teilt sich hier in mehrere Seitenzweige.

III. Verlauf der von den Cerebralganglien austretenden Nerven.

Mit Ausnahme des Nervus acusticus (Fig. 1 *nact*) und des Nervus arteriae cerebralis (Fig. 3 *nac*) gehen alle Nerven der Cerebralganglien zum Kopfende des Tieres. Die Zahl dieser Kopfnerven ist auffallend groß. Über ihre genauere Funktion besteht noch ziemliche Unklarheit. Nach SIMROTH sind die Cerebralnerven »meist sensibler, doch wohl auch motorischer Natur. Wahrscheinlich ist eine Anzahl von Kopfnerven gemischt, doch scheinen auch rein motorische nicht zu fehlen«. HALLER ist derselben Ansicht wie SIMROTH. Nach ihm sind die Nerven, die zum großen Fühler gehen, die »Ommatophorusgruppe«, »alle gemischte Nerven in ziemlich gleicher Weise«. Bei den Lippennerven soll sich »ein gewisser Drang zur Sonderung in sensorische und motorische kund« geben. Er schließt dies alles aus dem Endverhalten und der histologischen Struktur der Nerven. Näher darauf einzugehen ist hier nicht der gegebene Ort.

Auf jeden Fall hat man wegen der reichen Innervierung dem Kopfende einen besonders hohen Grad von Empfindlichkeit zuzuschreiben.

Alle Nerven, die zu Sinnesorganen, das heißt zu Stellen des Körpers gehen, die vermöge der Anhäufung von Sinneszellen besonders gegen Eindrücke von außen empfindlich sind, kommen aus den Cerebralganglien, so der Nerv zum Auge, zur Statocyste, zu den Tentakeln. Letztere dienen der herrschenden Auffassung nach neben der Tast- besonders der Geruchs- und Geschmacksempfindung.

Die Cerebralnerven laufen den größten Teil ihres Weges frei in der Körperhöhle, behalten dabei eine gleichmäßige Stärke bei und teilen sich meist erst kurz vor ihrem Eintritt in das betreffende Innervationsgebiet. Ein abweichendes Verhalten zeigt hierin eigentlich nur der Penisnerv (Fig. 12, *np*).

Nimmt man die histologischen Ergebnisse Böhmigs zu Hilfe, so kann man sagen, daß Nerven, die benachbarte Gebiete in der Kopfregion besorgen, auch benachbarten Ursprung im Ganglion haben. Im

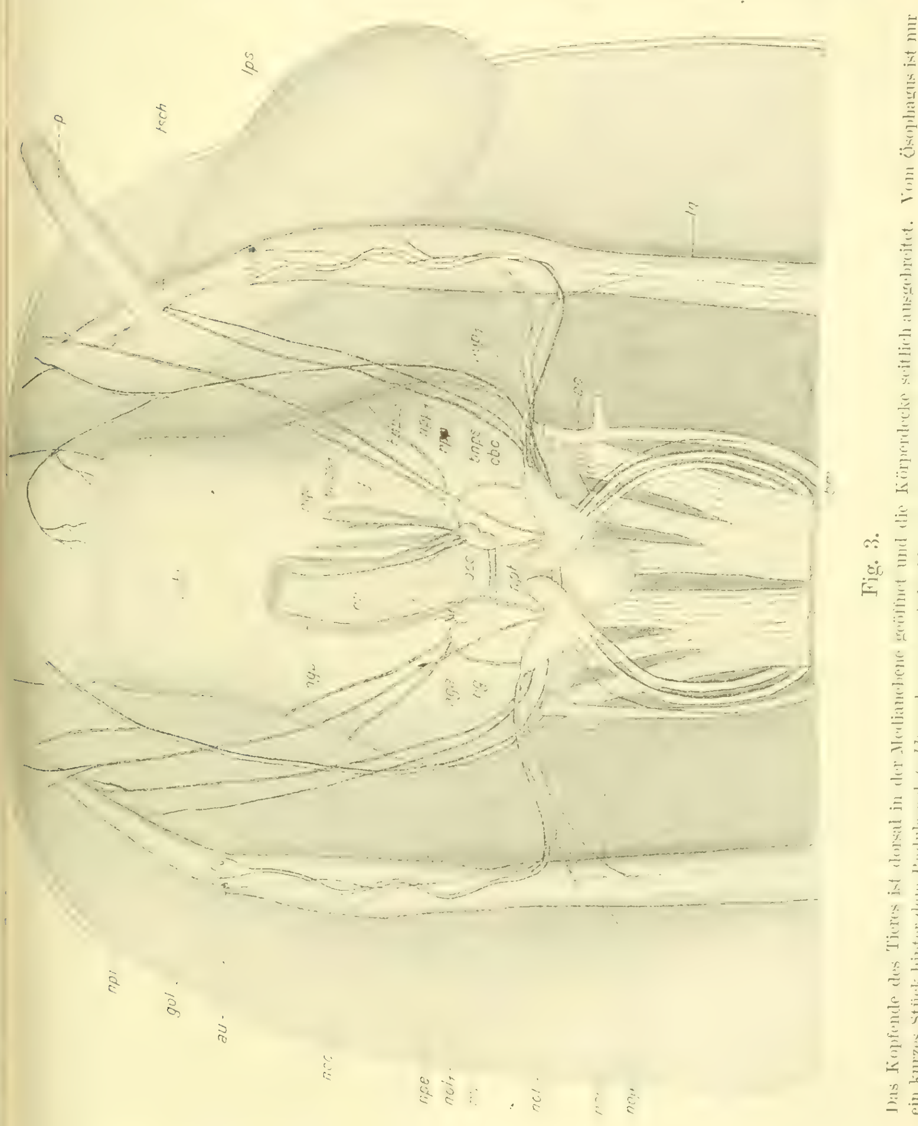


Fig. 3.

Das Kopfende des Tieres ist dorsal in der Medianebene geöffnet und die Körperdecke seitlich ausgebreitet. Vom Ösophagus ist nur ein kurzes Stück hinter dem Radulasack (*schl*) nach vorn zurückgeklappt gezeichnet. Die von den Buccal- (*bg*) und Cerebralganglien (*cg*) ausgehenden Nerven sind bis auf den äußeren und mittleren Lippennerv und die Penisnerven alle angegeben.

Folgenden wird dies genauer an den Nerven zum großen Fühler und an den Lippennerven gezeigt werden, die ja zusammen die meisten und stärksten aller Cerebralnerven umfassen.

Nervus olfactorius (s. S. 513). Riechnerv (Fig. 3 *nol*).

Dieser Nerv läuft vom Ganglion aus seitlich zum großen Tentakel (*ta*) und tritt in diesen ein, wo der Hohlraum im Fühler beginnt. Letzterer entsteht durch ringartige Anlagerung des Fühlermuskels an die Tentakelwand. Öffnet man das Tier vom Rücken her, so fällt dieser Nerv wegen seiner hohen dorsalen Lage und weil er über alle die andern Nerven wegzieht, zuerst in die Augen. Seine Lage im Innern des Tieres läßt sich schlecht charakterisieren, da sie je nach dem Kontraktionszustand verschieden ist. Das schwarzpigmentierte Bindegewebe, das ihn umgibt, setzt sich in breitem Ansatz dem Tentakel an und die schwarze Pigmentierung in noch verstärktem Maße auf diesem fort. In gleichbleibender Stärke läuft der Nervus olfactorius in dem hohlen Fühler nach vorn und geht an der Spitze des gestreckten Fühlers in ein birnförmiges Ganglion über (Fig. 3, *gol*). Das Vorhandensein dieses Ganglions ist zuerst durch Joh. Müller und K. Th. von Siebold bekannt geworden. Leydig sah auf Schnitten »das Ende des völlig entfalteten Tentakels in zwei Hälften geteilt. Die eine Hälfte hat den schwarzen Augenpunkt, die andre nach vorn und seitwärts vorspringend, zeigt ein scharf markiertes großes rundliches Polster von weichem, schwellendem Aussehn und ohne alles Pigment. Es ist das Ganglion des Fühlernerven«.

Im eingestülpten Zustand kann man leicht erkennen, daß von diesem Ganglion, das an seiner breitesten Stelle den dreifachen Durchmesser des Nervus olfactorius hat, drei bis fünf Nerven in das Fühlerepithel eintreten und ihre reichen Verzweigungen mit diesem so stark verschmelzen, daß ein weiteres Verfolgen schlecht möglich ist. Daß die Zahl dieser von dem Ganglion austretenden Nerven nicht konstant ist, läßt sich schon daraus ersehen, daß Leydig zuerst 7, dann 3—4 und Samassa 5—6 angibt. Im Innern des eingestülpten Fühlers zeigt der Nervus olfactorius einen geschlängelten Verlauf (Fig. 3 nol_1). Er ist hier nur lose durch dünnes Bindegewebe mit der Tentakelwand verbunden.

Der Name Nervus olfactorius wurde von Meisenheimer übernommen und ist nach den von ihm angegebenen Versuchen wohl berechtigt. Böhmig nennt ihn Nervus ommatophorus, da nach seiner Meinung der Augennerv eine Strecke in ihm verläuft und sich erst im Tentakel von ihm trennt. Die früheren Autoren, einschließlich von Iherings, hielten den Nervus olfactorius für den eigentlichen Augennerven und nannten ihn dementsprechend Nervus opticus.

Nervus opticus (Augennerv) (Fig. 3 *nop* [s. S. 513]).

Fast den gleichen Verlauf und die gleiche Länge wie der Nervus olfactorius zeigt auch der Augennerv. Dieser Nerv, der nach Leydig »bei andern Schnecken (z. B. bei *Paludina vivipara*, Krohn) aus dem Schlundring selbst entspringt, erscheint hier bei den Lungenschnecken als ein Ast des Fühlernerven. Doch tritt derselbe, wenn man ihn vom Auge rückwärts verfolgt, schon sehr bald vom Fühlernerven ab; ich sehe solches z. B. an *Helix hortensis*, ja bei *Helix pomatia*, im Falle ich recht beobachtet habe, scheint er ganz nahe dem Gehirn vom Tentakelnerven abzutreten. Damit würde die Angabe Joh. Müllers übereinstimmen, daß bei *Helix* der Augennerv »sich entlang dem Fühlernerven isolieren lasse«. Es scheinen eben mannigfache Zwischenformen und Übergänge auch in dieser Richtung vorhanden zu sein.

Ich habe nun stets gesehen, daß der Augennerv vom Ganglion selbst oder vom Nervus olfactorius (*nol*), nachdem letzterer soeben das Ganglion verlassen hat, entspringt. Er scheint also auf jeden Fall aus der Nervenmasse des Nervus olfactorius sich abzuzweigen. Er läuft dann am Nervus olfactorius weiter, liegt ihm aber nur in den seltensten Fällen fest an, verfolgt auch im einzelnen nicht genau die Richtung des Riechnerven (Fig. 3, Fig. 5 *nol*), tritt aber zusammen mit letzterem in den Fühler ein, nachdem er vorher ein oder mehrere Zweige nach der Wand des Fühlers abgegeben hat. Im Fühler selbst läuft der Nervus opticus auf der dorsalen Seite des Nervus olfactorius, diesem fest anliegend, weiter, hält aber dann bis zum Auge eine gerade Richtung ein und tritt auf der hintersten Stelle des Auges (Fig. 3, *au*) in dieses ein.

Da der Nerv beim ausgestreckten Fühler eine bedeutende Länge hat im Verhältnis zum eingestülpten, so muß der Augennerv im Gegensatz zum Nervus olfactorius (Fig. 3, *nol*) wohl in Folge seiner kontraktilen Hüllen die Fähigkeit starker Zusammenziehung besitzen. Nach Simroth kommt die Kontraktion dadurch zustande, daß sich einige zarte Muskelfasern seiner Scheide einlagern, zu denen er sich ähnlich verhält, wie der Fühlernerv zum Retraktor. Fast stets tritt im Fühler noch ein Seitenast vom Nervus opticus (*nop*) zur Fühlerwand, doch ist dessen Abzweigungsstelle nicht konstant.

In den meisten Fällen tritt aber zu dem Augennerv noch ein gleichstarker Nerv hinzu, der ihm benachbart aus dem Ganglion, aus dem Nervus olfactorius oder vom Nervus peritentacularis externus entspringt. Er übernimmt die Innervierung der Fühlerhaut und tritt in

der Nähe der Eintrittsstelle des Riechnerven in den großen Tentakel, an diesen heran. Meist kreuzt er sich mit dem Augennerv und verschmilzt mit ihm an der Kreuzungsstelle (Fig. 3 nop_1 rechts, Fig. 5 links). Doch sind diese Verhältnisse nie ganz konstant und es hat deshalb wenig Wert, diesen Nerven besonders zu bezeichnen.

Mit dem Nervus olfactorius und dem Nervus opticus (*nop*) tritt ein Ast der Arteria cerebralis (*ac*) in den Fühler ein und läuft neben dem Nervus opticus nach vorn, um sich mit den Endverzweigungen des Nervus olfactorius im Fühlerepithel zu verteilen. Er kann leicht zu Verwechslungen mit dem Nervus opticus Veranlassung geben.

Nervus peritentacularis externus (s. S. 513). Äußerer Tentakelscheidenerv (Fig. 3 *npe*).

Der äußere Tentakelscheidenerv entspringt als Seitenzweig vom Nervus olfactorius (*nol*). Unter diesem her läuft er schräg über den Schlundkopf (*schl*) und die Lippennerven weg, zwischen Penis (Fig. 3, *p*) und Liebespfeilsack (*lps*) hindurch, zur Tentakelscheide (*tsch*). Nach außen, auf der Figur nach hinten, vom Tentakel tritt der Nerv über letzteren hinweg zur Tentakelscheide und spaltet sich hier in drei bis vier Endzweige, die sich halbkreisförmig ausbreiten. Das heißt, er versorgt die eine Hälfte der cylindrischen Tentakelscheide und zwar die nach der Außenseite des Tieres zu gelegene; daher der Name Nervus peritentacularis externus. Er mag auch Nerven zur umliegenden Körperhaut senden, wie MEISENHEIMER angibt, doch läßt sich Genaues hierüber nicht sagen, da die Grenze zwischen Tentakelscheide und umliegender Haut je nach der Länge des ausgestreckten Fühlers verschieden ist. Parallel mit diesem Nerven verläuft der

Nervus cutaneus cephalicus (s. S. 514). (Der Hautnerv des Kopfes [Fig. 3, *ncc*].)

Wegen seiner dem Bindegewebe gleichen Farbe ist dieser Nerv in den meisten Fällen nur schwer zu erkennen. Seinen Verlauf wie den des vorhergehenden Nerven zu verfolgen, wird noch dadurch erschwert, daß sich beide vielfach mit Teilen des Penisnerven (Fig. 12, *np*) kreuzen, daß ihnen parallel ein Blutgefäß mit seinen Verästelungen verläuft und die beiden Nerven mitsamt diesem Blutgefäß von stärkerem Bindegewebe, als es gewöhnlich der Fall ist, umhüllt sind. Außerdem wird ihr gerader Weg auf der rechten Seite des Tieres durch den Liebespfeilsack (*lps*) und das Vas deferens, über die sie hinziehen müssen, verändert. Der Nervus cutaneus cephalicus verzweigt sich kurz vor

seinem Eintritt in die Haut, in der Nähe des Nervus peritentacularis externus; doch ist er an der Innervierung der Tentakelscheide nicht beteiligt und man muß ihn als reinen Hautnerven ansprechen.

Nervus peritentacularis internus (s. S. 514). Innerer Tentakelscheidenerv (Fig. 3 *npi*).

Dieser Nerv, der stets etwas schwächer ist als der Nervus peritentacularis externus, verläßt das Ganglion an einer von den andern Fühlernerven relativ weit entfernten Stelle. Doch ist sein Ursprung, wie oben schon angegeben, dem des Nervenstammes benachbart zu suchen, der durch das Protocerebrum zieht und die andern Fühlernerven enthält. Aus dem Sattel zwischen dem Proto- und Mesocerebrum läuft er nach vorn in etwas seitlicher Richtung über den Schlundkopf hinweg zur Tentakelscheide des großen Fühlers. Auch er teilt sich analog dem äußern Tentakelscheidenerv erst spät in mehrere dünne Nerven, die halbkreisförmig sich auf der Tentakelscheide nach der innern Seite des Tieres zu verteilen. Dieser Nerv ist wegen seiner hohen dorsalen Lage leichter, als der andre Tentakelscheidenerv schon mit bloßem Auge ohne Präparation zu verfolgen.

Die Lippennerven (Fig. 3 *nli*, Fig. 5 *nle, nlm*).

Nach dem Nervus olfactorius sind die drei Lippennerven die stärksten der von den Cerebralganglien abgehenden Nerven. Böhmigs Angaben lassen einen gemeinsamen Ursprung im Ganglion als sicher für die beiden vom Ganglionrand austretenden, als wahrscheinlich für alle drei Nerven erscheinen. Auch treten sie so nahe benachbart aus dem Ganglion aus, daß man dadurch allein schon zu obiger Annahme kommen könnte. Alle drei Nerven besitzen etwa die gleiche Länge, da ihre Innervationsgebiete benachbart liegen. Dadurch verlaufen sie auch benachbart an den Seiten des Schlundkopfes entlang und sind außerdem dadurch noch kenntlich, daß sie nicht oder nur wenig von Bindegewebe umhüllt sind.

Je nach der Austrittsstelle am Ganglion unterschieden die älteren Autoren einen Nervus labialis externus (*nle*), einen Nervus labialis internus (*nli*) und einen Nervus facialis (*nlm*). Meisenheimer nennt letzteren Nervus labialis medianus und ich will diese Bezeichnung übernehmen, da der Hauptstamm des genannten Nerven die Lippententakel innerviert, also mit ebendemselben Recht Lippennerv genannt werden kann, wie die beiden andern, die in der Hauptsache die Gewebe oberhalb und unterhalb der Radula innervieren. Auch ist die von den Wirbel-

tieren übernommene Bezeichnung »Nervus facialis« hier wenig am Platz.

Nervus labialis externus (s. S. 515). Äußerer Lippennerv (Fig. 5 *nle*).

Von den Lippennerven entspringt der Nervus labialis externus am weitesten hinten am Rande des Ganglions. Über den benachbarten Nervus labialis medianus (*nlm*) und die Cerebralarterie (Fig. 3, *ac*) zieht er nach vorn am Schlundkopf entlang bis zur Radula und tritt seitlich auf der Unterseite des Schlundkopfes in diesen ein. Kurz vorher teilt er sich oft in zwei meist gleichstarke Äste (nle_1), die in eine große Zahl immer feiner sich verzweigender Nerven übergehen und die Muskulatur unterhalb und seitlich der Radula versorgen. Von einem Ganglion, das MEISENHEIMER angibt, habe ich nichts gesehen.

Nervus labialis medianus (s. S. 515). Mittlerer Lippennerv (Fig. 5 *nlm*).

An Stärke und Aussehen gleicht dieser Nerv dem vorigen. Als Seitennerven gibt er meist einen oder zwei Penisnerven (Fig. 4, np_1, np_2) ab. Die Cerebralarterie tritt in der Nähe des Ganglions, kurz nachdem sie den Cerebralganglienzweig abgegeben hat, über den Nervus labialis externus (Fig. 3 *nle*) und den Nervus labialis medianus (Fig. 3, *nlm*) hinweg und liegt in ihrem weiteren Verlauf dem zuletzt genannten Nerven auf dessen Innenseite fest an. Diese nachbarliche Lage zwischen Nerv und Blutgefäß wird beibehalten bis der Nerv in die Mundmuskulatur eintritt. Die Arterie zieht am Schlundkopf weiter aufwärts. Nach seinem Austritt aus dem Ganglion verfolgt der Nervus labialis medianus und mit ihm oben genanntes Blutgefäß einen abwärts geneigten Verlauf bis zum Retraktormuskel des Mundes, von dem sich nicht weit vom Mund der kleine Fühler abzweigt. Ist der Muskel erreicht, so verlaufen beide mit demselben, ihm auf- oder anliegend, sodaß der Nerv zwischen Blutgefäß und Muskel zu liegen kommt, nach dem Kopfende zu. An der Insertionsstelle des Muskels tritt der Nerv durch die Muskulatur durch in die Lippententakel ein. Auf Fig. 5 sind auf der rechten Seite die ersten Verzweigungen (*nlm*) noch gezeichnet, die weiteren, unmittelbar in dem Lippententakel gelegenen, nicht zu sehen. Wie die linke Seite von Fig. 5 zeigt, sind innerhalb der Körperhülle in den meisten Fällen Teilungen des Nerven (*nlm*) noch nicht zu sehen. Ein Teil der Endnerven verzweigt sich in den Geweben in der Nähe der Eintrittsstelle, der andre, der Hauptteil, fällt dadurch auf, daß seine

Nerven eine gegen die Endverzweigungen des Nervus labialis externus bedeutende, gleichmäßige Dicke bis kurz vor der Haut der Lippententakel beibehalten und in großer Zahl und regelmäßig die ganze Wand der Lippententakel besetzen. Man muß annehmen, daß es sich hier um ein Sinnesorgan, dem Geschmacks- oder Geruchssinn dienend, handelt.

Semper schreibt hierzu: »Es legen nämlich seine Lage dicht unter der Epidermis an jener unter dem Munde befindlichen Grube, sein konstantes Vorkommen bei allen von mir darauf untersuchten Pulmonaten (*Limax*, *Arion*, *Helix*, *Lymnaeus*) und vor allem sein außerordentlicher Nervenreichtum den Gedanken nahe, daß wir es hier mit dem Geruchsorgane zu tun haben.«

Weniger stimmt mit den obigen Angaben, wenn Semper weiter sagt: »Die Nerven dieses Organs, gewöhnlich drei bis vier auf jeder Seite, entspringen dicht beieinander von dem oberen Gehirnganglion, d. h. die des linken Teiles von der linken Hälfte des Gehirns, die des rechten von der rechten Hälfte; der stärkste dieser Nerven ist der des hinteren größten Lappens; kurz vor seinem Eintritt in denselben gibt er einen Ast an den kleinen Fühler ab«.

Semper meint mit den drei bis vier Nerven sicher die drei Lippennerven, doch innerviert nur der Nervus labialis medianus (Fig. 5 *nlm*) genanntes Gebiet.

Der am weitesten nach vorn reichende Teil des Retraktormuskels teilt sich in der Nähe des vorderen Körperendes in zwei Teile; der innere (Fig. 5 rm_1) tritt als Muskel zum Schlundkopf, der äußere (*tk*) bildet den kleinen Tentakel. Hierbei trennt sich auch vom mittleren Lippennerv ein ihm an Stärke gleichkommender Nerv ab, der im kleinen Fühler weiterzieht und auch zu einem Ganglion, wie der Nervus olfactorius (Fig. 3 *nol*) anschwillt. Für diesen Nerv und dies Ganglion gilt in kleinerem Maßstabe genau dasselbe, was von oben für den Riechnerven und dessen Ganglion angegeben wurde.

Nervus labialis internus. Innerer Lippennerv (Fig. 3 *nli*).

Durch die hohe dorsale Lage seiner Innervationsgebiete wird dieser Nerv veranlaßt, auch schon in seinem Verlauf eine höhere Lage als die beiden andern Lippennerven einzunehmen. Nachdem er das Ganglion verlassen, läuft er eine Strecke unter dem Protocerebrum her, dann im Bogen an dem Schlundkopf entlang und teilt sich, ungefähr in der Höhe der Trennung des kleinen Tentakels vom Retractormuskel in zwei gleich starke Äste, deren einer die Muskulatur, analog dem Nervus

labialis externus, oberhalb und seitlich der Radula versorgt, während der andre sich in der Haut zwischen den Fühlern verteilt. Die Einmündungsstelle des letzteren an der Haut variiert etwas. Meist vollzieht sich die erste Teilung dieses Nerven schon außerhalb der Haut.

Nervi penis. Penisnerven (Fig. 4 np_1, np_2, Fig. 12 np).

von Ihering und Böhmig erwähnen einen unpaaren rechtsseitigen Penisnerven, der auch schon Cuvier bekannt war. Nach Böhmig ist er ein Seitennerv des Nervus labialis medianus, nach Meisenheimer ein selbständiger Nerv, der zwischen dem äußeren und dem mittleren Lippennerven das Ganglion verläßt.

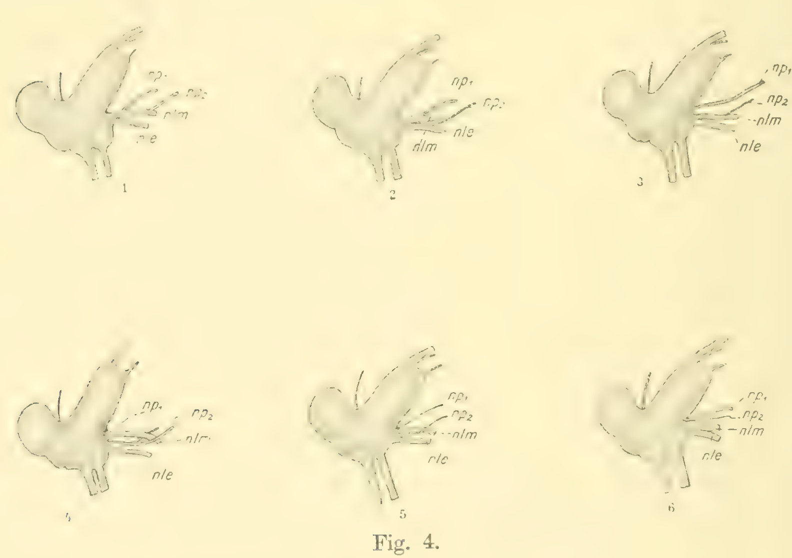


Fig. 4.
Verschiedene Variationen der Penisnerven.

Mit geringen Ausnahmen habe ich nun stets statt eines Nerven deren zwei gesehen und in den verschiedensten Variationen gefunden. Fig. 4 zeigt einige der häufiger wiederkehrenden Variationen. Man sieht, wie alle Übergänge zwischen zwei gleichstarken (Fig. 4, 1 und 5) und zwischen einem relativ starken und einem recht schwachen Penisnerven (np_1, np_2) [Fig. 4, 4 und 6]) vorhanden sind. Entsprechendes gilt für die Austrittsstellen am Ganglion und den Lippennerven. Von letzteren kommen hier der Nervus labialis externus (*nle*) und der Nervus labialis medianus (*nlm*) in Frage. Entweder treten beide Nerven (np_1, np_2) aus dem Ganglion aus (Fig. 1, 4 und 6) oder beide sind Seitenäste genannter Lippennerven (Fig. 4, 1 und 2) oder der eine Nerv tritt

aus dem Ganglion aus und der andre aus einem der Lippennerven (Fig. 4, 3 und 5).

Beide Penisnerven laufen dann eine Strecke nebeneinander über die Lippennerven weg in der Richtung zum Penis (Fig. 12, *p*). Mit ihnen verläuft ein Ast der Arteria cerebralis und ihre Verzweigungen begleiten die der Penisnerven bis zu den entsprechenden Organen. Die Penisnerven ziehen unter den Nerven zum großen Fühler her und sind wie die Tentakelscheidenerven stark in Bindegewebe eingebettet. In halber Entfernung etwa vom Ursprung bis zum Penis (Fig. 12, *p*) beginnen sie sich zu verzweigen, sich mit ihren Verzweigungen zu kreuzen und an den Kreuzungsstellen zu verschmelzen (Fig. 12, *np*). Es bildet sich so ein Nervenplexus (Fig. 12, *npl*). Von diesem Plexus aus treten die Nerven zum Teil zum Vas deferens (Fig. 12, *vdf*) und verteilen sich hier; einige von ihnen gelangen bis zum Flagellum (*flg*). Vom Vas deferens aus werden auch einige Nerven zum Penis abgegeben, sind aber selten weit zu verfolgen.

Der andre ebenso bedeutende Teil der aus dem Plexus austretenden Nerven zieht über das Vas deferens, zwischen Penis (*p*) und Liebespfeilsack (*lps*) über letzteren hinweg und in drei bis vier Strängen, die sich untereinander nicht mehr verbinden zur Vulva (*v*). Auf dieser verteilen sie sich halbkreisförmig. Verschiedenfach habe ich auch gesehen, daß einer dieser Nerven sich auf dem Liebespfeilsack verzweigte.

Nervus arteriae cerebralis. Cerebralarteriennerv (Fig. 3 *nac*).

Dieser dünne Nerv läuft den Schlundringconnectiven parallel bis zur halben Höhe des Schlundrings und tritt hier an die Arteria cerebralis (Fig. 3, *ac*).

Nervus acusticus (s. S. 515). Hörnerv (Fig. 1 *nact*).

Der Hörnerv (Fig. 1, *nact*) ist wohl der feinste aller aus dem Cerebralganglion austretenden Nerven. Er entspringt zwischen den Schlundringconnectiven und führt zur Statocyste (Fig. 1, *stc*). Dabei nimmt er seinen Weg zwischen den Connectiven diesen entlang zu den Unterschlundganglien. Um das Pleuropedalconnectiv (Fig. 11 *a*, *ppc*) zieht er auf dessen Außenseite herum und tritt dann in die dem Pedalganglion aufliegende Statocyste ein.

Der neueste Autor W. Schmidt schreibt auf Grund genauerer Untersuchungen, als die meinen sind, über den Hörnerv von *Helix arbustorum* und *Helix pomatia* Folgendes: »An seiner Ansatzstelle an

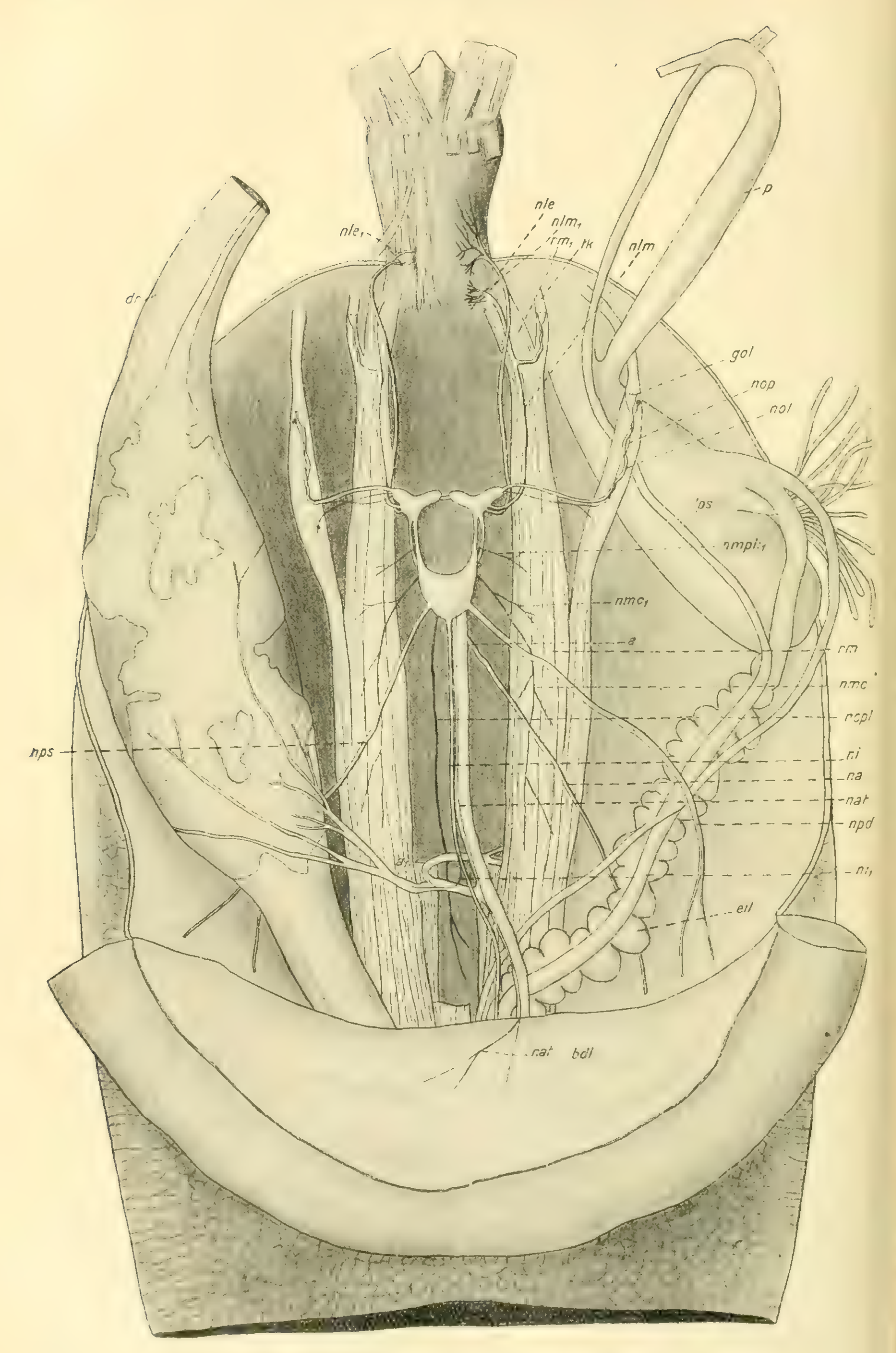


Fig. 5. (Erklärung nebenstehend.)

die Statocyste ist der Nerv schwach trichterförmig erweitert. Sowie er die Blase« (gemeint ist die Statocyste) »verlassen hat, verengert er sich etwas, macht sofort nach der verengten Stelle einen stumpfen Winkel und läuft dann vertikal von unten nach oben, während er bis dahin fast horizontal von innen nach außen verlief. Von der verengten Stelle an zieht er bis zum Cerebralganglion zwischen Pedal- und Visceralganglion emporsteigend.

Diese Angaben über den Nervus acusticus sind genauer und spezieller, als sie durch morphologische Untersuchungen bei der Feinheit des Nerven gefunden werden können, deshalb sind sie in vorliegender Arbeit nur der Vollständigkeit wegen übernommen worden.

IV. Die Eingeweideganglien (Fig. 6 *a*, *b*) (Fig. 1).

Fig. 6 *a* ist Dorsal-, Fig. 6 *b* Ventralansicht der Eingeweideganglien. Auf Fig. 1 sind sie im Zusammenhang mit den übrigen Schlundganglien zu sehen.

Die Eingeweide- und Pedalganglien sind beide von einem Bindegewebsmantel umhüllt, durch den sie den Eindruck einer einheitlichen Ganglienmasse hervorrufen. In stärkerem Maße als dies bei den Cerebralganglien der Fall ist, setzt sich das Bindegewebe längs der von den Eingeweideganglien austretenden Nerven fort. Auf der Oberseite des Eingeweideganglienkomplexes ist es meist so dünn, daß man durch den Belag hindurch die Ganglien genau sehen kann. Zwischen den Eingeweide- und Pedalganglien ist das Bindegewebe von der Aorta (Fig. 5a) und deren Verzweigungen verdrängt.

Die Eingeweideganglien selbst haben nach Böhmig kissenförmige Gestalt. Die Grenzen beschreiben ein gleichschenkliges bis gleichseitiges Dreieck mit der Spitze nach dem Hinterende des Tieres, dessen Hypotenuse nach innen und dessen Katheten nach außen ausgebuchtet sind. Die Länge der Hypotenuse beträgt gegen 2 mm. Der ganze Eingeweideganglienkomplex hat eine durchschnittliche Dicke von ungefähr $^1/_2$ mm. Die Oberfläche der Ganglien ist uneben und verschieden stark granuliert. Sie zeigt, besonders am Rand, eine Anzahl inkonstanter Einkerbungen. Konstant und viel bedeutender sind dagegen die Einkerbungen zwischen den Pleural- und den Parietalganglien (Fig. 6*a*, e_1)

Fig. 5. Teilweiser Verlauf der von den Eingeweideganglien austretenden Nerven. Man sieht das Tier in der Medianebene dorsal geöffnet und die Körperdecke seitlich ausgebreitet. Der Darm ist hinter dem Schlundkopf durchschnitten und letzterer nach vorn umgelegt, um die Innervationsgebiete des mittleren (*nlm*) und äußeren (*nle*) Lippennerven zu zeigen. Der vorn durchschnittene Mantel ist seitlich zurückgeklappt. Der Eingeweidesack weggenommen und der Boden der Lungenhöhle (*bdl*) nach hinten über den Mantel zurückgelegt.

und zwischen dem rechten Parietalganglion einerseits und dem linken Parietal- und Visceralganglion andrerseits (Fig. 6 *a*, e_2). Diese Grenze verläuft als geradlinige Vertiefung von der Mitte der Hypotenuse nach der rechten Kathete. Sie ist meist weniger stark ausgebildet als die beiden andern.

Die Pleuralganglien (Fig. 6, *plg*).

Die kleinsten der Eingeweideganglien sind die dorsal und ventral abgeplatteten Pleuralganglien. Sie sitzen an beiden Seiten der übrigen

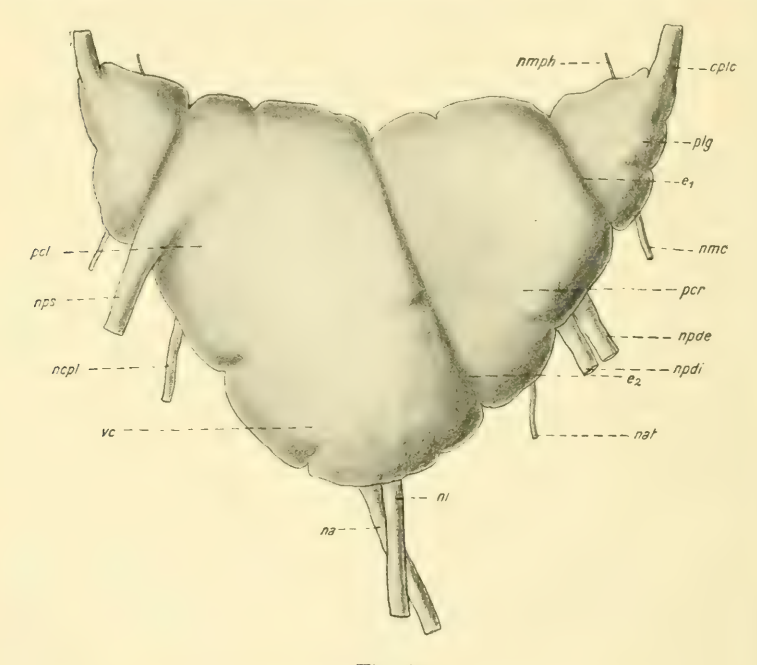


Fig. 6 *a*.
Die Eingeweideganglien mit austretenden Nerven (Dorsalansicht).

Ganglienmasse kegelförmig auf. An ihrer Spitze tritt das Cerebropleuralconnectiv (Fig. 6, *cplc*) ein. Bei ein und demselben Tiere entsprechen sich beide Pleuralganglien nie an Größe und Gestalt. Böhmig, der sie als Commissuralganglien bezeichnet, nennt ihre Gestalt nierenförmig. Er schreibt darüber weiter: »Am Rande derselben treten immer zwei kleine Einkerbungen auf, die aber zuweilen so bedeutend werden, daß das ganze Gebilde dreigelappt erscheint und die Nierenform sehr zurücktritt. Die Ganglien sind auch nie symmetrisch; das eine kann stark gelappt sein, während das andre kaum Einschnitte zeigt«.

Im Allgemeinen stimme ich mit den Angaben Böhmigs überein, wenn ich auch dreigelappte Pleuralganglien nie gesehen habe und mir die Nierenform mehr eine Ausnahmeform zu sein scheint.

Weiter will Böhmig gesehen haben, daß im rechten Ganglion oft der Längsdurchmesser, im linken der Höhendiameter etwas stärker ausgebildet war. Bei der immerhin bedeutenden Inkonstanz der Pleuralganglienform läßt sich dies wohl kaum mit Bestimmtheit sagen.

Auf der Mitte der Unterseite der Pleuralganglien etwa tritt das Pleuropedalconnectiv (Fig. 6*b*, *ppc*) aus und in die darunterliegenden

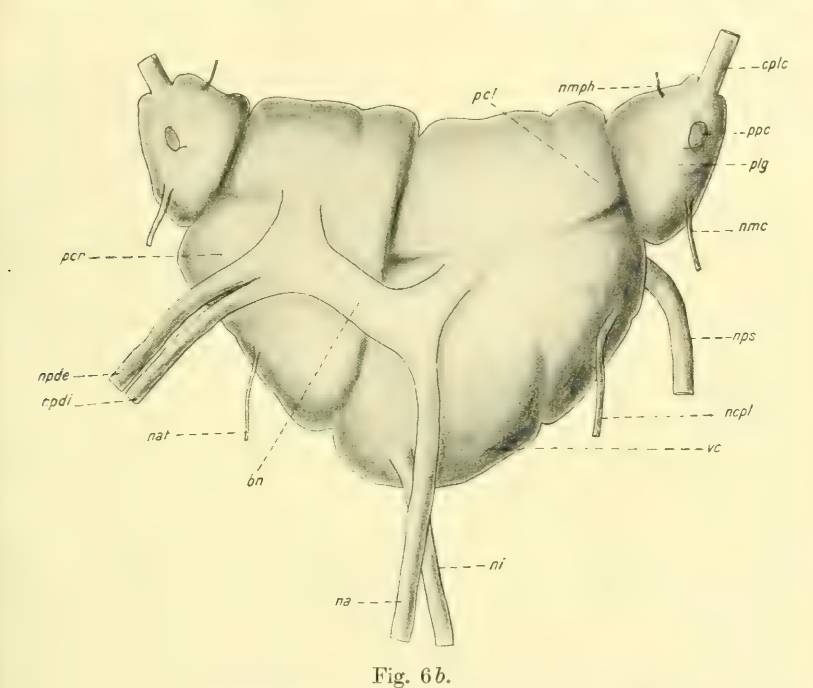


Fig. 6*b*.
Die Eingeweideganglien mit austretenden Nerven (Ventralansicht).

Pedalganglien (Fig. 11*a*, 11*b*) ein (s. S. 545). Es besitzt kaum eine Längenausdehnung, da die Pleural- und Pedalganglien hier einander aufliegen. Deshalb läßt sich auch über seine Stärke nichts Bestimmtes sagen; doch ist sein Durchmesser stärker als der der Schlundringconnective.

Nach der herrschenden Ansicht treten aus den Pleuralganglien keine Nerven aus und zu demselben Resultat kommt auch neuerdings Beck bei seinen Untersuchungen an *Buliminus*, der ja einer den Heliciden relativ nahe verwandten Familie angehört.

Im Gegensatz hierzu habe ich bei *Helix pomatia* zwei regelmäßig

auftretende Nerven gefunden. Einmal einen Nerven, der das Ganglion am Rande seines Hinterendes verläßt und den Fühler- und Mundretractormuskel innerviert; ich nenne ihn Nervus musculi collumellaris (Fig. 6, *nmc*). Er hat die Stärke des Nervus peritentacularis internus (s. weiter S. 534). Dann einen Nerven, der in der Mitte des vorderen Randes etwas auf der Ganglienunterseite austritt und einige Äste abgibt. Der Hauptstamm zieht zum Pharynxretractormuskel; danach heißt der Nerv am besten Nervus musculi retractoris pharyngealis (Fig. 6, *nmph*, s. S. 534).

Das rechte Parietalganglion (Fig. 6, *pcr*).

Noch weniger als die Pleuralganglien ähneln sich die beiden Parietal- oder Pallialganglien. Das rechte ist stets größer als das linke. Es hat nach Böhmig — und das stimmt auch nach meinen Untersuchungen — »die Gestalt eines schiefen, abgestumpften Kegels, dessen Spitze nach links vorn und dessen Basis nach hinten und rechts gewandt ist«. Die Basis dieses Kegels gleicht einer Ellipse, deren große Achse doppelt so lang ist, wie die kleine; sie ist nicht kreisrund, wie Böhmig angibt.

Zwei starke Nerven (*npde*, *npdi*) verlassen benachbart das rechte Parietalganglion auf der Unterseite desselben (Fig. 6*b*, *pcr*). Sie sind meist gleich stark; nicht ist, wie es nach Böhmigs Angaben scheinen könnte, der äußere (*npde*) schwächer, als der innere. Beide Nerven ziehen zusammen, umgeben von einer gemeinsamen Bindegewebsschicht zur rechten Seite des Mantels (Fig. 5, *npd*). von Ihering, der beide für einen Nerven hielt, führte den Namen Nervus pallialis dexter ein. Böhmig unterschied, wie es auch in dieser Arbeit geschehen, dann einen Nervus pallialis dexter externus und einen Nervus pallialis dexter internus (Fig. 6, *npde*, *npdi*). (s. S. 541).

Auf der Unterseite (Fig. 6b) ist deutlich sichtbar, daß diese Mantelnerven in ein connectivartiges Band übergehen, das eine Verbindung zwischen dem rechten Parietalganglion und dem Parietalvisceralkomplex auf der linken Seite herstellt (Fig. 6*b*, *bn*). Es entspricht wohl der »Punktsubstanzbrücke« zwischen dem rechten Parietal- und dem Visceralganglion, die Böhmig beschreibt. Zum größten Teil liegt dieser Verbindungsstrang in der Ganglienmasse eingebettet und nur der äußere Rand ist sichtbar. Man kann letzteren einem Rechteck vergleichen, das sich ungefähr von der Mitte der gesamten Eingeweideganglien zur Mitte des rechten Parietalganglions auf der Unterseite der Ganglien erstreckt und dessen Ecken nach hinten zu Nerven abgeben, die eben erwähnten rechten Mantelnerven und den später noch

zu beschreibenden Analnerv (Fig. 6*a*, 6*b*, *na*); dessen nach dem Kopfende zu gelegene Ecken in einer Breite, die der des Rechtecks selbst nur wenig nachgibt, sich in die Ganglien senken. Genaueres hierüber muß histologischen Untersuchungen überlassen bleiben.

Der Aortennerv, der bei verschiedenen Schnecken schon länger bekannt ist — Lacaze Duthiers hat ihn schon als *rameau aortique* beschrieben — ist bei *Helix pomatia* bisher vergeblich gesucht worden. Er entspringt am untern Rand des rechten Parietalganglions etwa in der Mitte zwischen den beiden Grenzeinkerbungen (Fig. 6*b*, *nat*) und erreicht die Stärke des Nervus arteriae cerebralis (Fig. 2*a*, 2*b*, *nac*). Bald tritt er an die Aorta heran und läuft auf deren dorsaler Seite in der Richtung zum Eingeweidesack entlang (Fig. 5 *nat*). Erst bei einiger Übung ist es möglich, ihn zu erkennen (s. S. 535).

Das linke Parietalganglion (Fig. 6, *pcl*).

Über das linke Parietalganglion läßt sich wenig sagen, da es mit dem Visceralganglion ganz verschmolzen ist. Morphologisch läßt sich keine Grenze zwischen ihnen feststellen. Auf Grund seiner histologischen Untersuchungen hat Böhmig gefunden, daß dies Ganglion auch nierenförmige Gestalt hat und »mit seiner Convexität in der Concavität des Mantels des ganglion intestinale« (Fig. 6*a*, 6*b*, *vc*) »liegt.«

Am oberen Rande des linken Parietalganglions, an der Grenze zum Pleuralganglion tritt ein starker Nerv aus (Fig. 6*a*, 6*b*, *nps*). Im Innern der Ganglienmasse und des umgebenden Bindegewebes soll er nach Böhmig einen nach der Medianlinie des Tieres zu offenen Bogen beschreiben. Oft ist nach Entfernung des Bindegewebes dieser Bogen deutlich wahrnehmbar. Die Figuren 6*a* und 6*b* zeigen die beiden Extreme der Biegung. Dieser Nerv hat die Stärke des Nervus olfactorius und führt den Namen Nervus pallialis sinister, nach seinem Innervationsgebiet, der linken Mantelhälfte (Fig. 5, *nps*). Die Angaben von Iherings, daß dieser Nerv aus zwei Nerven besteht, die von einer gemeinsamen Bindegewebsscheide umschlossen sind, habe ich ebensowenig wie Böhmig bestätigen können. Es wäre möglich, daß bei ganz jungen Tieren von Iherings Angaben zu Recht beständen. Er bemerkt selbst: »Bei dem Embryo läßt sich deutlich erkennen, wie dieser Nerv aus zwei nebeneinander liegenden Hälften besteht«. Auch besitzt *Arion empiricorum*, der wegen der geringeren Verschmelzung der Ganglien einen ursprünglicheren Typus des Pulmonatennervensystems darstellt als *Helix pomatia*, zwei linke Mantelnerven. Vielleicht sind bei *Helix pomatia*, wie die Ganglien stärker verschmolzen sind, als bei

Arion, auch die linken Mantelnerven verschmolzen. Eigentümlicherweise behauptet nun von Ihering, daß der rechte Mantelnerv nicht doppelt, sondern einfach wäre. Danach müßte man fast annehmen, daß von Ihering eine Verwechslung unterlaufen wäre.

Das Visceralganglion (Fig. 6*a*, 6*b*, *vc*).

Das letzte der Eingeweideganglien, das Visceralganglion — Böhmig nennt es ganglion genitale, Simroth ganglion abdominale — ist nach der Beschreibung Böhmigs »das größte der drei Visceralganglien«. Unter Visceralganglien versteht er die Eingeweideganglien mit Ausnahme der Pleuralganglien. »Seine Gestalt ähnelt der des vorigen und ist die eines abgestumpften und abgerundeten Kegels mit ellipsenförmiger Basis«. »In manchen Fällen ist die Kegelspitze nach rechts geneigt, jedoch in nur geringem Grade, meist ist der Kegel ein gerader mit einer Spitze, die genau nach vorn sieht. Auf der linken Seite hat der Mantel eine starke Concavität, in welcher das ganglion palliale sinistrum gelegen ist.«

Ein Bild von den Größenverhältnissen der Eingeweideganglien kann man sich machen, wenn man die Zahlen, die Böhmig für die Länge der Ganglien angibt, vergleicht. Danach ist das rechte Parietalganglion (*pcr*) 1,2 mm, das Visceralganglion (*vc*) 1,4 mm und das linke Parietalganglion (*pcl*) nur 0,7 mm lang.

Entsprechendes hat Beck bei *Buliminus detritus* gefunden. »Das rechte Parietalganglion ist ganz erheblich größer als das linke, wodurch das Abdominalganglion von der Mitte stark nach links gedrückt wird und fast als dem rechten Parietalganglion symmetrisch erscheinen könnte«. Eigentümlicherweise ist aber das Visceralganglion von *Buliminus* nach Beck nicht mit dem linken, sondern mit dem rechten Parietalganglion verschmolzen.

Am unteren Rand des Ganglions (*vc*) tritt in der Nähe des Nervus pallialis sinister ein Nerv von der Stärke des Nervus peritentacularis internus aus, der die Bezeichnung Nervus cutaneus seit von Ihering führt (Fig. 6*a*, 6*b*, *ncpl*). Bei *Arion* und *Limax* ist er bedeutend stärker als bei *Helix pomatia* und tritt hier an der hintern Spitze des Visceralganglions aus. Die bei *Helix pomatia* weit nach vorn gelegene Austrittsstelle dieses Nerven, der nach Böhmigs histologischen Untersuchungen seinen Ursprung im Visceralganglion hat, ist vielleicht ein Beweis für die bedeutende Ausdehnung des Visceralganglions. Nach allen bisherigen Angaben geht er zur Körperhaut unterhalb des hintern Mantelstücks. In Wirklichkeit tritt er aber durch die Haut hin-

durch und verteilt sich auf dem Mantel (Fig. 9, *ncpl*). Er heißt deshalb besser Nervus cutaneus pallialis. von Ihering hat ihn zuerst beschrieben, er entspricht dem Schwanzrückennerv Simroths (s. S. 538).

Am Rand der hintern Spitze des Visceralganglions verläßt der Nervus intestinalis (Fig. 6 *ni*) nach Simroth, Nervus genitalis nach v. Ihering, das Ganglion und läuft als starker Nerv, er entspricht an Stärke dem äußeren Lippennerv, neben der Aorta (Fig. 5, *a*) her zum Eingeweidesack.

Unter ihm, links seitlich, tritt aus der Verlängerung jener oben erwähnten rechteckigen Commissur (Fig. 6*b*, *bn*) der Nervus analis (Fig. 6*a*, 6*b*, *na*) nach Simroth oder Nervus pallialis medius nach von Ihering. Er ist ebenso stark, wie der Nervus intestinalis und läuft unter ihm her nach rechts zum Atemloch (s. S. 542).

Es ist vielleicht angebracht, hier etwas auf das vermutliche Zustandekommen der Verschmelzung der Eingeweideganglien einzugehen. Zwei Ansichten liegen hierüber besonders in Widerstreit. Allgemein nimmt man an, daß die Pulmonaten von monokarden Prosobranchiern herzuleiten sind und diese Ansicht findet ihre Begründung in dem Bau des Nervensystems der Pulmonate *Chilina*. Nach der Ansicht von Hescheler ist der Schlundring der Pulmonaten durch Detorsion und darauf folgendes Zusammenrücken der Ganglien entstanden. Nach der Meinung von Naef ist die Nervenkreuzung allein durch Zusammenrücken der Ganglien aufgehoben worden. Für letztere Theorie spricht, daß zwischen Prosobranchiern und Pulmonaten sowohl in der äußeren Gestalt des Eingeweidesacks, wie in der allgemeinen Lagebeziehung der Organe desselben Übereinstimmung besteht.

Merker hat eine Anzahl Pulmonaten untersucht und glaubt die Theorie Naefs bestätigen zu können. Danach rücken zuerst die Parietalganglien auf ihren Connectiven nach vorn und legen sich mit den Visceralganglien den Pluralganglien an. Dadurch werden die Visceralganglien gezwungen, eine Drehung um 180° auszuführen. Die bisherige Oberseite des Visceralganglions kommt nach unten zu liegen und die dadurch entstandene Kreuzung der Visceralnerven soll nach und nach ausgeglichen werben. Dies ist bei den Pulmonaten noch nicht geschehen. Daher läuft z. B. dei *Helix pomatia* der Analnerv (Fig. 6*a*, 6*b*, *na*) unter dem Intestinalnerven (Fig. 6*a*, 6*b*, *ni*) her und es kreuzt sich, was später noch behandelt wird, der Nervus cutaneus pallialis (Fig. 6*a*, 6*b*, *ncpl*) mit dem Intestinalnerven. Die Parietalganglien haben ihre Innervationsgebiete vertauscht durch Ausbildung von Seitennerven zu dem neuen

Innervationsgebiet, die später zu Hauptnerven werden; während die ursprünglichen Hauptnerven mit der Zeit verschwinden.

V. Die von den Eingeweideganglien ausgehenden Nerven.

Nervus musculi columellaris. Columellarmuskelnerv (Fig. 5, *nmc*, Fig. 6*a*, 6*b*, *nmc*; s. S. 530).

Vom Ganglion zieht dieser Nerv schräg seitlich zum Retractormuskel (Fig. 5, *rm*) und läuft in diesem aufwärts. Dabei gibt er eine Anzahl inkonstanter Seitennerven ab. Der erste und stärkste dieser Nerven (Fig. 5, nmc_1) trennt sich schon vor dem Eintritt in den Muskel nach der Außenseite des Tieres vom Hauptnerven ab und erreicht auf kürzerem Wege als dieser den Muskel. Oft ist er so bedeutend und zweigt sich schon so früh ab, daß man leicht von zwei derartigen Muskelnerven sprechen könnte. Weiter als bis zur Höhe des Aortenzweiges zu den Speicheldrüsen und dem Darm läßt sich der Columellarmuskelnerv in den seltensten Fällen verfolgen. Doch ist anzunehmen, daß er mit seinen feinen Verzweigungen bis zur Spindel vordringt, da der Spindelmuskel von keinem andern Nerven weiter in seinem obern Teil versorgt wird.

Nervus musculi retractoris pharyngealis. Pharynxretractornerv (Fig. 5, *nmph*, Fig. 15, *nmph*).

Der zweite Nerv, der das Pleuralganglion verläßt, der dünne Nervus musculi retractoris pharyngealis (Fig. 15, *nmph*) verläuft zuerst im Schlundring in der Richtung zum Cerebralganglion. Bald trennt sich von ihm ein Nerv ab, der zwischen den Schlundringconnectiven hindurch, wie der Nervus columellaris zum Mundretractor zieht (Fig. 5, Fig. 15, $nmph_1$). In seinem weiteren Verlauf tritt der Nervus musculi retractoris pharyngealis vom Schlundring ab und ist von jetzt an, ebenso wie die weiterhin von ihm abtretenden Nerven von eigener Bindegewebshülle umgeben. In halber Höhe des Schlundrings teilt er sich. Der Hauptast läuft am Schlundkopf entlang und innerviert den Pharynxretractormuskel (Fig. 15, *bm*), ist meist auch noch eine Strecke auf diesem zu verfolgen (Fig. 15, $nmph_3$). Der zweite Ast erstrebt auf direktem Wege das Cerebrobuccalconnectiv (Fig. 15, $nmph_2$) und stellt so eine Verbindung zwischen dem Buccalganglion und den Eingeweideganglien her. Oft zweigt sich noch ein Seitennerv vom Hauptnerven ab, der aber wegen seiner Inkonstanz auf Fig. 15 nicht gezeichnet ist. Er hält im allgemeinen die Richtung zu den Cerebralganglien (*cg*) ein, tritt dabei wieder in das Bindegewebe des Schlundrings und

verzweigt sich hier mehrfach. Er erreicht aber nur in den seltensten Fällen mit einem dünnen Endast das Cerebralganglion.

LEYDIG sah diesen Pharynxretractornerven auf Schnitten bei Untersuchungen über das Gehörorgan von *Helix hortensis*.

Interessant sind wegen ihres abweichenden Verhaltens die entsprechenden Verhältnisse bei *Buliminus*. BECK schreibt darüber: »Ferner fand ich hinter der Insertionsstelle der Cerebropleuralconnective einen kleinen Nerven, welcher die Pharynxretractoren versorgt. Dieser Nerv wurde, soviel ich aus der Literatur ersehen konnte, bisher nur von PLATE bei *Daudebardia rufa* angegeben. Da die Spindelmuskeln die Aufgabe haben, den Kopf bei drohender Gefahr einzuziehen, so leuchtet es nach PLATE ein, daß diese Muskeln vom Gehirn aus versorgt werden und so direkt nach Reizung eines Sinnesnerven erregt werden können. Merkwürdig ist, daß dieser Nerv bei *Buliminus* einen Ast nach den Speicheldrüsen abgibt«.

Die Tatsache, daß bei *Helix pomatia* zwei Retractornerven aus den Pleuralganglien austreten, steht in scharfem Gegensatz zu der Ansicht PLATES. Es müßte denn sein, daß diese Pleuralnerven ihren Ursprung im Cerebralganglion haben, doch kann diese Frage nur histologisch gelöst werden.

Nervus aortae. Aortennerv (Fig. 5, *nat*).

Der äußerst feine Aortennerv läuft auf der dorsalen Seite der Aorta (Fig. 5, *a*) nach dem Hinterende des Tieres zu. In der Nähe der Kreuzungsstelle der Aorta mit dem Eisamenleiter (Fig. 5, *eil*) tritt er von der Aorta weg zum muskulösen Boden der Lungenhöhle (Fig. 5, *bdl*), und zwar verbreitet er sich in einigen Zweigästen auf der Unterseite desselben. Der weitere Verlauf dieser feinen Teilnerven ist nicht mehr zu verfolgen.

Nervus intestinalis. Eingeweidenerv (Fig. 5, *ni*, Fig. 7, ni_2, ni_3, Fig. 8, ni_2, ni_3 [s. S. 533]).

Der Aorta eine Strecke anliegend verläuft der Eingeweidenerv in der Medianebene des Tieres bis zur Kreuzung mit dem Eisamenleiter. Ehe er den Seitenzweig der Aorta (Fig. 5, a_1) zum Darm und den Speicheldrüsen erreicht, gibt er einen dünnen Nerven ab (Fig. 5, ni_1), der auf genanntem Aortenzweig weiter verläuft und auch das Blutgefäß zur rechten Körperwand und Muskulatur versorgt. In selteneren Fällen sind statt des einen zwei unabhängig von einander aus dem Nervus intestinalis austretende Nerven vorhanden. Auch bei *Arion empiri-*

corum habe ich diesen Blutgefäßnerven gefunden. An dem Eisamenleiter läuft der Nervus intestinalis weiter, teilt sich aber bald in zwei Nerven, deren Stärke so wenig konstant ist, daß man keinen von beiden als Hauptnerven bezeichnen kann. Der auf Fig. 8 nach rechts abgehende Nerv (ni_2) innerviert Niere, Leber und Pericard; der andre, der im allgemeinen die Richtung des Intestinalnerven beibehält (Fig. 7, ni_3) versorgt Eiweißdrüse, Zwitterdrüse, einen Teil des Darmes und den

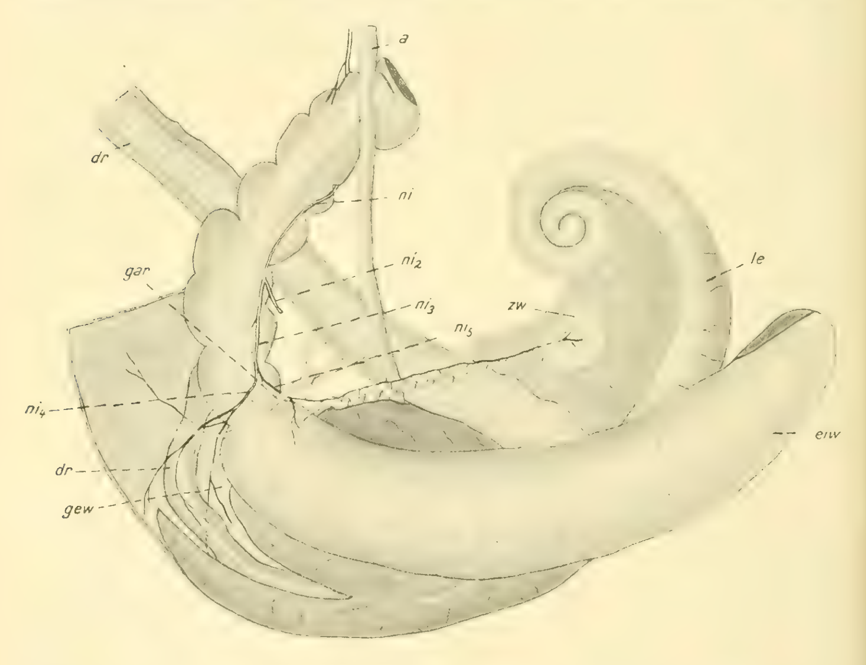


Fig. 7.
Verlauf des Nervus intestinalis am Darm (*dr*), an der Eiweiß- (*eiw*) und Zwitterdrüse (*zw*).

muskulösen Hautstreifen, der vom Mantel aus spiralig am Eingeweidesack herzieht.

Der Intestinalnerv schlängelt sich mit dem linken Teilnerven (Fig. 7, ni_3) um den Eisamenleiter herum, so daß er ihn bis zur Eiweißdrüse etwa einmal umlaufen hat. Auch gibt er auf dieser Strecke verschiedene feine Zweige zum Eisamenleiter ab. Vor der Eiweißdrüse zweigt sich ein Ast unter der Genitalarterie (*gar*) her zur Zwitterdrüse ab (Fig. 7, ni_5), der mit Seitenzweigen die Eiweißdrüse (Fig. 7, *eiw*) versorgt und in gerader Linie am Zwittergang entlang verläuft. Vor der Zwitterdrüse (Fig. 7, *zw*) teilt er sich und dringt in mehreren Ästen an den Ausführungsgängen der Zwitterdrüse in diese ein.

Der Nerv (ni_4) verläuft zwischen Eisamenleiter und Eiweißdrüse zum Darm (*dr*) und den Geweben zwischen den Leberlappen (*gew*). Andre Nervenzweige verbreiten sich hier auf dem muskulösen Rand des Eingeweidesackes; doch ist es mir nur einige Male gelungen, sie in der Richtung zum Mantel weiter zu verfolgen.

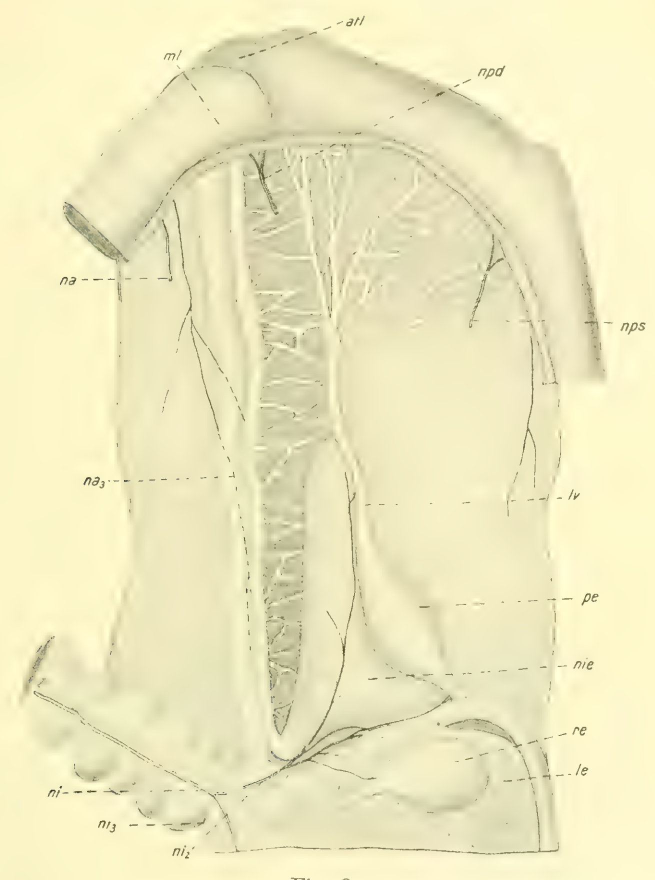


Fig. 8.

Ventralansicht des Mantelrandes und des Daches der Lungenhöhle. Der Mantel ist hinten in der Medianlinie durchschnitten und seitlich ausgebreitet. Man sieht den Verlauf des Nervus intestinalis (*ni*) an Leber (*le*), Niere (*nie*) und Pericard (*pe*).

Der auf der Fig. 8 nach rechts führende Ast (ni_2) des Intestinalnerven läuft unter dem Stiel des Receptaculum seminis (*re*) durch und an der Genitalarterie aufwärts, zeigt aber in seinem weiteren Verlauf große Verschiedenheiten. Der größte dieser Nerven führt stets zur Niere (*nie*). An der der Leber (*le*, Fig. 8) anliegenden Basis des Nieren-

dreiecks (Fig. 8, *nie*) tritt dieser Nerv in die Niere ein und läuft an der der Lungenhöhle zugewandten Seite unter dem Nierenepithel über die Niere zur Einbuchtung, in der das Pericard liegt. Von hier an ist sein Verlauf dem Pericard (Fig. 8, *pe*) benachbart und parallel, bis der Nerv zuletzt sich in feinen Zweigen an Niere und Lungenvene (*lv*) verteilt. Während seines Verlaufes an der Niere ist er bedeutender als vorher und gibt meist eine größere Anzahl feiner Nerven an die Niere ab.

Ehe der Nerv in die Niere eintritt, trennen sich ein oder mehrere Nerven ab, die meist an Blutgefäßen entlang in die benachbarten Teile der Leber (Fig. 8, *le*) eindringen. Vorher hat er schon mehrere kleine Nerven an die Genitalarterie abgegeben. Verschiedenfach habe ich auch dünne Seitennerven bis zum Pericard und zum Receptaculum seminis (Fig. 8, *re*) verfolgen können. Doch kann ich Bestimmtes bezüglich dieser beiden Organe nicht angeben.

Die Bewegungen des Herzens beruhen nach Meisenheimer »einzig und allein auf der Kontraktilität seiner Muskularis und diese steht unter der Herrschaft des Visceralganglions, welches durch den Eingeweidenerven mehrere Nervenstämmchen nach dem Herzmuskel entsendet«.

Nervus cutaneus pallialis. Hautmantelnerv (Fig. 5, 9, *ncpl* s. S. 533]).

Dieser Nerv zieht in der Körperhöhle zwischen den Retraktormuskeln nach hinten zur Körperhaut. Unterhalb des Mantels, etwa

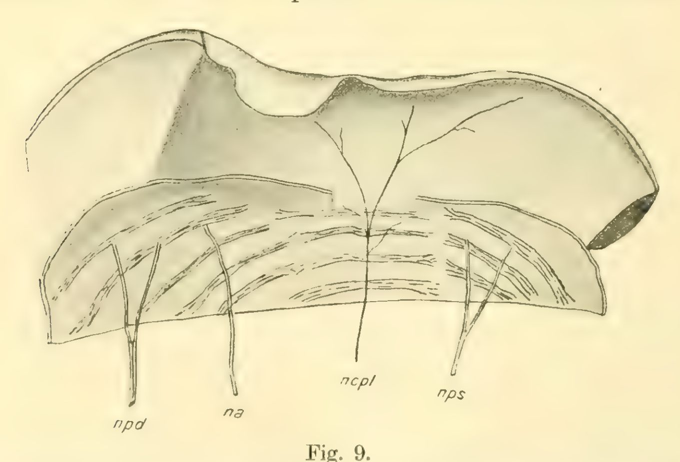


Fig. 9.
Mittlerer Teil des Mantels in Dorsalansicht mit Verlauf des Nervus cutaneus pallialis (*ncpl*).

in der Medianebene tritt er in die muskulöse Haut ein, teilt sich hier oder kurz vor Eintritt in die Haut in mehrere Äste, deren kleinere die

Haut innervieren, zwei oder drei stärkere aber durch die Hautmuskulatur hindurch zum hinteren muskulösen Teil des Mantels führen (Fig. 9, *ncpl*) und sich in diesem verbreiten. Die bisher gebrauchte Bezeichnung Nervus cutaneus ist nach dem Innervationsgebiet des Nerven nur zum Teil berechtigt und hat seinen Grund darin, daß der Nerv bisher nur bis zu seinen Verzweigungen in der Körperhaut bekannt war. Besser ist wohl Nervus cutaneus pallialis. Bei *Arion empiricorum* ist dieser Nerv bedeutend stärker und tritt in der Nachbarschaft des Intestinalnerven aus dem Ganglion aus. Nach Simroth verliert er sich hier »mit außerordentlicher Verfeinerung im hinteren Umfang des Atemhöhlenbodens«.

Die von Merker angegebene Kreuzung des Hautmantelnerven mit dem Intestinalnerven (S. 533) ist bei *Helix pomatia* vorhanden, doch kreuzt letzterer nicht den Hauptnerven, sondern erst die in der Körperhaut verteilten Endverzweigungen des Hautmantelnerven.

Die Mantelnerven (Fig. 5, 10, *na*, *npd*, *nps*).

Von den Parietal- (Fig. 6, *pcr*, *pcs*) und dem Visceralganglion (*vc*) kommen die Nerven, die den Mantel versorgen. Neben dem eben behandelten Nervus cutaneus pallialis (Fig. 5, *ncpl*) sind dies der Nervus pallialis dexter externus und internus (Fig. 5, *npd*, *npdi*), der Nervus analis (Fig. 5, *na*) und der Nervus pallialis sinister (Fig. 5, *nps*). Sie erreichen auf dem kürzesten Wege den Mantel, ohne vorher Nebennerven abzugeben. Fig. 10a zeigt die gegenseitige Lage der Mantelnerven in Projektion auf den Mantel. Die Eintrittsstellen der rechten und des linken Mantelnerven liegen in der vorderen Hälfte des Mantels symmetrisch zur Mediane. Der Analnerv tritt rechts seitlich hinter dem Atemloch ein.

An der Verwachsungsstelle der Körperhaut mit dem Lungenhöhlenboden treten die Nerven durch die Mantelwand in den Mantel, verbreiten sich hier fächerförmig unter der Drüsenschicht (Fig. 10) und versorgen mit ihren reichlichen feinen Verästelungen die einzelnen Mantelschichten. Abgesehen von zwei Nerven, die im Dach der Lungenhöhle weiterziehen (Fig. 10, na_3, nps_4), ist der Mantel das alleinige Innervationsgebiet dieser Nerven.

Man kann sich vorstellen, daß die Nerven im Mantel wegen der ungehinderten Ausbreitungsmöglichkeit recht wenig konstant sind. Doch war es möglich, wenigstens von den Hauptnerven einen Normaltypus festzustellen.

Kleinere, inkonstante Seitennerven, die von jedem der Mantel-

nerven zum Bindegewebe am Rand des Mantels gehn, sind auf den Figuren nicht angegeben.

Es ist wohl nötig, noch einiges zum Verständnis der Figuren zu bemerken. Fig. 5 zeigt den Mantel in der natürlichen Lage am Tier, an der Vorderseite median aufgeschnitten und die Enden seitlich zurückgeklappt. Auf den Fig. 8 und 10 sind der Mantel und die Lungenhöhle von der Sohle des Tieres, also das Lungendach von der Innenseite der Lungenhöhle zu sehen. Die Körperhaut ist entfernt bis auf einen dünnen Streifen am Mantel (Fig. 10, *Kh*), von dem Lungenhöhlenboden ist

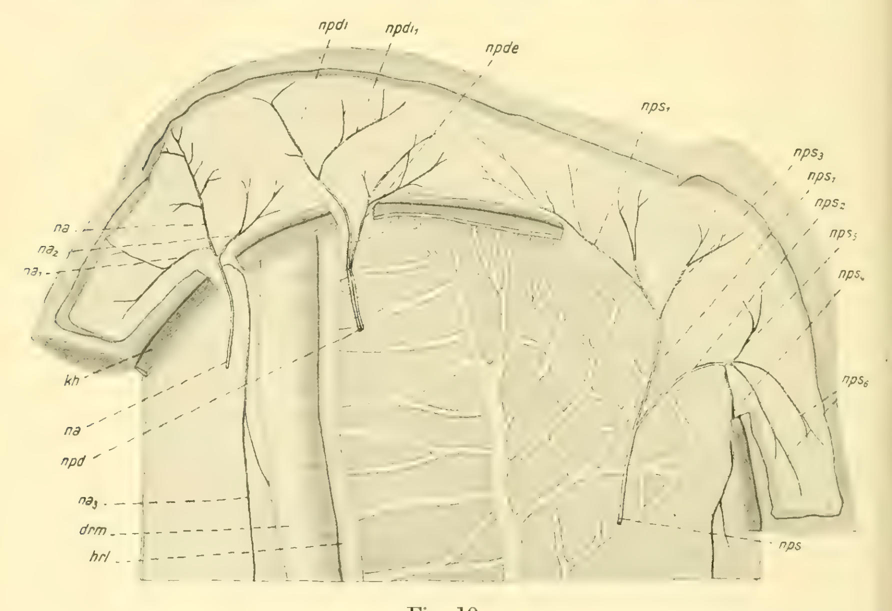


Fig. 10.

Verlauf der Mantel- und des Analnerven im Mantel und im Dach der Lungenhöhle. Die Lage der Lungenhöhle und des Mantels wie in Fig. 8.

nichts gezeichnet. Das Tier ist hier median an der hintern Mantelhälfte aufgeschnitten und die Enden nach vorn zurückgeklappt zu denken. Auf den beiden Figuren 8 und 10 ist demnach der mittelste der drei Nerven der Nervus pallialis dexter (externus und internus, *npd*), der linke der Analnerv (*na*) und der rechte der Nervus pallialis sinister (*nps*).

Nervus pallialis sinister. Linker Mantelnerv (Fig. 5, 10, *nps*).

Dieser Nerv teilt sich vor Eintritt in den Mantel in zwei Äste, deren einer in der Richtung zum Atemloch am innern Rand des Mantels verläuft (Fig. 10, nps_1) und die Seitenäste in den Mantel entsendet. Der

erste dieser Seitennerven (Fig. 10, nps_3) behält die Richtung des Nerven bei und tritt fast senkrecht zum Mantel in diesen ein. Er verzweigt sich dann unregelmäßig. Die folgenden Seitennerven, meist drei, nehmen eine zum Atemloch immer schräger geneigte Lage ein. Die Endnerven des Hauptstammes (Fig. 10, nps_1), der bei seinem Verlauf am Mantelrand entlang langsam, gleichmäßig in diesen eindringt, verzweigen sich zuletzt ebenso im Mantel, wie die Seitennerven.

Der zweite Teilnerv (Fig. 10, nps_2) des Nervus pallialis sinister wendet sich im Mantel nach der entgegengesetzten Seite. Charakteristisch für ihn ist, daß seine Seitennerven meist alle von einem Punkte am Mantelrand sich abtrennen. Der erste dieser Teilnerven (Fig. 10, nps_4) biegt, kurz nach Eintritt des Nerven (nps_2) in den Mantelwulst, nach rechts im Bogen von diesem ab, tritt durch die an die Lungenhöhle grenzende Mantelwand wieder in die Lungenhöhle zurück und läßt sich im Dach derselben eine Strecke weit in der Richtung zum Herzen verfolgen. Doch scheint es ausgeschlossen, daß er letzteres erreicht. Meist gibt er noch ein oder zwei Seitennerven durch die an die Lungenhöhle grenzende Mantelwand ab. Vom Trennungspunkt der Nerven gehen weiter zwei, seltener drei Nerven (Fig. 10, nps_6) zum hinteren Teil des Mantels ab, der hier schwach muskulös ist. Der letzte dieser Nerven dagegen (Fig. 10, nps_5) innerviert den Teil des Mantels, der oberhalb seiner Abzweigstelle liegt.

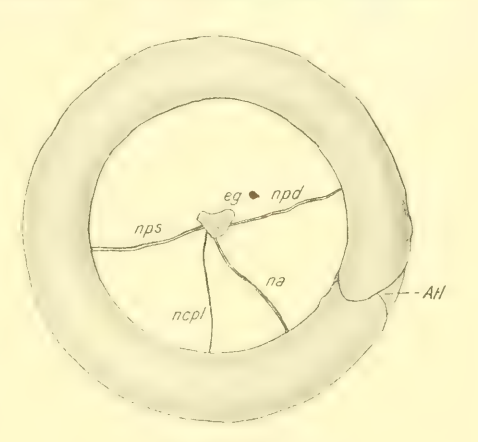


Fig. 10*a*.
Die Eingeweideganglien mit allen Mantelnerven sind auf den Mantel projiciert, um die gegenseitige Lage der Nerven zu zeigen.

Nervus pallialis dexter externus et internus. Äußerer und innerer rechter Mantelnerv (Fig. 10, *npde, npdi*).

Entsprechend der Teilung des linken Mantelnerven trennen sich die rechten Mantelnerven erst kurz vor dem Eintritt in das Gewebe des Mantelrandes. Der dem Enddarm (*drm*) und Harnleiter (*hrl*) benachbarte Nervus pallialis dexter internus ist im Mantel der bedeutendere von beiden (Fig. 10, *npdi*). Nach dem Eintritt in den Mantelwulst nähert

er sich noch mehr dem Darm, verläuft dann direkt über dem Atemloch (Fig. 8, *atl*) bis zum äußeren Mantelrand, wo er sich verzweigt. Nachdem er etwa ein Drittel des Mantels durchlaufen hat, geht von ihm nach der dem Atemloch entgegengesetzten Seite zu ein Nerv ab, der seinerseits wieder einige kleinere Nerven zum äußeren Rand abgibt (Fig. 10, $npdi_1$). Man kann fast sagen, daß dieser Nerv die äußere Hälfte des Mantelteils innerviert, dessen innere Hälfte vom Nervus pallialis dexter externus (Fig. 10, *npde*) versorgt wird.

Letzterer teilt sich meist schon am innern Rand des Mantels in zwei etwa gleichstarke Nerven, deren weitere Verzweigungen, die oft ineinander übergehen, eben genannten Teil des Mantels innervieren. Die feineren äußeren Verzweigungen begegnen schon den Endnerven des inneren Astes des Nervus pallialis sinister (nps_1).

Nervus analis. Analnerv (Fig. 10, *na*).

In gleicher Entfernung, nur nach der andern Seite vom Darm (*drm*) tritt der Analnerv (*na*) in den Mantel ein. An der Durchbruchstelle schon zweigt sich ein Nerv ab, der am Darm aufwärts zieht und in der Höhe der Niere unter dem Darm her (auf der Figur) zum Harnleiter tritt (Fig. 10, na_3). Entsprechenden Verlauf zeigen mehrere Seitennerven (Fig. 8). Den sekundären Harnleiter innerviert dieser Nerv sicher, den Enddarm wahrscheinlich; wenigstens läuft er eine große Strecke im Hüllgewebe des Enddarmes her. Einmal konnte ich eine Verschmelzung dieses Nerven mit einem Seitennerven des Nervus intestinalis feststellen, der an der muskulösen Spirale des Eingeweidesacks entlang zog (vgl. S. 537).

Verfolgt man den Analnerv nach der Abtrennung des eben beschriebenen Nerven weiter, so sieht man bald seine beiden bedeutendsten Nebenzweige sich abtrennen. Zuerst einen Nerven nach rechts (Fig.10, na_2), der sich in dem Mantellappen verzweigt, der sich vom Analnerv her über die Atemöffnung (*atl*) hinlegt (Fig. 8, *ml*). Der bald darauf nach der entgegengesetzten Seite austretende Nerv (Fig. 10, na_1) gibt meist einen kräftigen Zweig zum äußeren Mantelrand ab und dringt im Mantel so weit nach hinten vor, daß er die Verzweigungen des linken Mantelnerven erreicht, wie aus Fig. 10 hervorgeht, wo der Mantel hinten in der Medianebene durchschnitten zu denken ist.

Der Hauptzweig des Analnerven (*na*), der im Großen und Ganzen eine gleichmäßige zum Mantel senkrechte Richtung einhält, verläuft tiefer als die Seitenzweige na_1 und na_2 und verzweigt sich selbst zuletzt an der Seite und über dem Atemloch. Meist behält er seine ur-

sprüngliche Stärke für den größten Teil seines Verlaufes im Mantel bei. Er zeichnet sich vor den andern Mantelnerven dadurch aus, daß er mehr Seitenäste als die andern abgibt und zuletzt einen etwas geschlängelten Verlauf zeigt.

VI. Die Pedalganglien.

Fig. 1 zeigt die Lage der Pedalganglien im Schlundring, die Figuren 11*a* und 11*b* in der Gestalt, die sie nach Entfernung des umhüllenden Bindegewebes besitzen. Fig. 11*a* ist Dorsal-, 11*b* Ventralansicht. Auf Fig. 11*a* sind die zwei Pedalganglien weiter entfernt voneinander gezeichnet, als sie für gewöhnlich liegen, um die Lage der Commissuren deutlich zu machen.

Die beiden Pedalganglien liegen direkt dem Fuß des Tieres auf und besitzen zusammen in ihrer größten Ausdehnung eine Breite von etwa 1,5 mm. In ihrer Gestalt sind sie nicht ganz konstant; man findet sie in den Grenzen, die die Figuren 11*a* und 11*b* zeigen. Doch entsprechen sich die Ganglien untereinander mit größerer Genauigkeit, als die Cerebralganglien (s. S. 514). Von den Eingeweideganglien unterscheiden sie sich insofern, als jede Hälfte durch dorsale und ventrale Abplattung wohl noch scheibenförmig ist, doch der Cylinderform merklich näher kommt. Verschiedene inkonstante Einkerbungen sind ebenso wie die gelbliche Pigmentierung diesen Ganglien mit den andern, speziell den Eingeweideganglien gemeinsam.

Zwei größere konstante Einschnitte — Böhmig nennt sie Incisuren (Fig. 11*a*, *i*) — fallen an der vorderen und hinteren Seite der Pedalganglien auf. Die Verbindungslinie dieser Incisuren teilt das Ganglion in zwei Teile, deren einer, nach innen gelegen (Fig. 11*a*, *ti*), als Rechteck mit stark abgestumpften Ecken bezeichnet werden kann. Die Längsseiten (Fig. 11*a*, l_1 und l_2) sind bei weitem größer als die Transversalseiten (t). Die eine der Längsseiten (l_1), die auch die äußere Begrenzung des Ganglions darstellt, zeigt oft eine schwache Einbuchtung.

Den nach außen von genannter Verbindungslinie (l_2) gelegenen Teil des Ganglions (*ta*) könnte man einem Dreieck vergleichen, dessen Grundlinie diese Verbindungslinie (l_2), dessen Spitze in der Mitte der Außenseite liegt und dessen zwei andren Seiten je eine halbkugelige Vorwölbung aufsitzt. Die nach vorn gelegene Vorwölbung (v_1) ist bedeutend größer als die hintere (v_2) und liegt wenig höher, als die übrigen Ganglienteile, was ja durch die Verbindung gerade dieses Teils mit den Pleuralganglien und durch den Verlauf der Aorta zwischen Pedal- und Eingeweideganglien hindurch (s. S. 510) verständlich ist.

Die beiden Commissuren sind schwach und von geringer Konsistenz im Vergleich mit den andern Commissuren im Körper des Tieres. Sie treten vor und hinter den genannten Einbuchtungen (Fig. 11 *a*, l_1) über und sind dadurch, daß beide Ganglien fest aneinander liegen (Fig. 11 *b*), äußerlich nicht sichtbar. Die vordere stärkere Commissur wird nach BÖHMIG als Commissura transversalis anterior (Fig. 11 *a*, *ca*), die hintere höherliegende als Commissura transversalis posterior (*cp*) bezeichnet.

BÖHMIG schenkt den Incisuren besondre Beachtung. Er sieht in ihnen die Reste der Verschmelzungslinie zweier gesonderter Ganglien jederseits. Demnach wären statt zwei, ursprünglich vier Pedalganglien

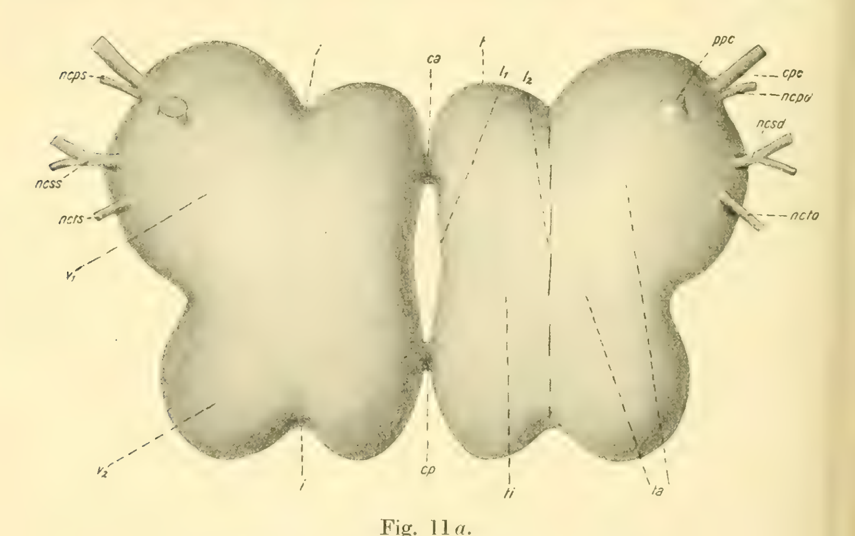


Fig. 11 *a*.
Die Pedalganglien mit austretenden Nerven in Dorsalansicht.

vorhanden gewesen. Nach seinen histologischen Untersuchungen verbindet die Commissura transversalis anterior (*ca*) die äußeren der vier Ganglien, geht also durch die inneren hindurch. Die Commissura transversalis posterior (*cp*) verbindet die inneren zwei Ganglien. Die beiden Ganglien einer Hälfte werden unter sich im Innern durch die Commissura obliqua verbunden. Das Vorhandensein dieser Commissura obliqua ist neben der doppelten Kommissur die Hauptstütze für die BÖHMIGsche Theorie. Denn die Incisuren allein wären der relativ geringen Ausbildung wegen und weil ihnen jegliche äußere Verbindungslinie fehlt, doch nur ein schwacher Beweis. Mit demselben Recht könnte man die seitlichen Einbuchtungen am Ganglion in diesem Sinne erklären.

Genauere Angaben über diesen Punkt lassen die histologischen Untersuchungen, die von andrer Seite ausgeführt werden, erwarten.

VII. Die Commissuren, Connective und Nerven.

Von den zwei Connectiven tritt das Cerebropedalconnectiv (Fig. 11 *a*, *cpc*) am vorderen äußeren Rand des Ganglions aus, ihm benachbart ganz auf der Oberseite des Ganglions das Pleuropedalconnectiv (Fig. 11 *a*, *ppc*). Nie aber liegt letzteres soweit nach der Mitte der Oberseite, wie dies Böhmig angibt.

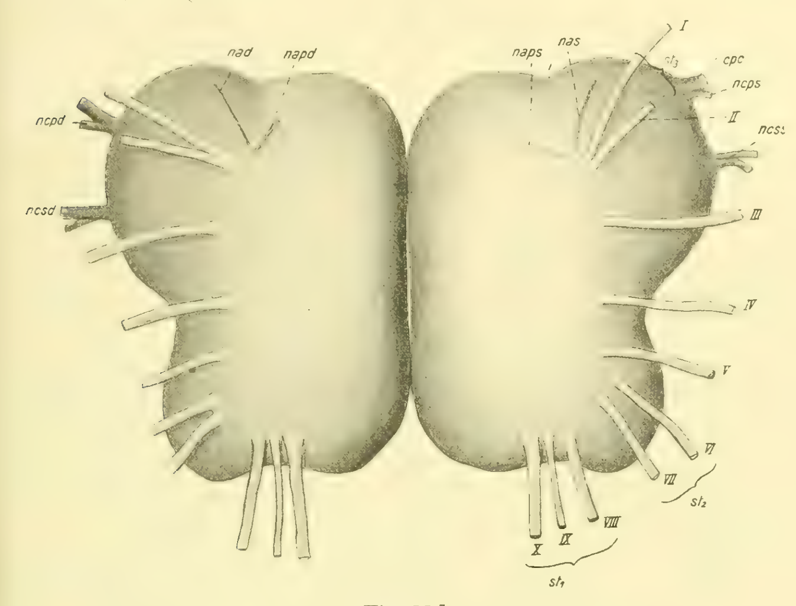


Fig. 11 *b*.
Die Pedalganglien mit austretenden Nerven in Ventralansicht.

Die von den Pedalganglien ausgehenden Nerven kann man in zwei Gruppen einteilen.

Einmal in Hautnerven, die das Ganglion an seinem oberen Rand verlassen (Fig. 11 *a*, *ncps*, *ncpd*, *ncss*, *ncsd*, *ncts*, *nctd*), dann in Nerven, die auf der Unterseite des Ganglions austreten und der überwiegenden Mehrzahl nach Fußmuskelnerven (Fig. 11 *b*, I—X) sind. Nur wenige von letzteren führen zu Blutgefäßen (Fig. 11 *b*, *nas*, *naps*, *nad*, *napd*).

Die drei Hautnerven verlassen das Ganglion an der vorderen Vorwölbung (Fig. 11 *a*. v_1), benachbart dem Cerebropedalconnectiv (*cpc*). Der vordere der drei Nerven (Fig. 11 *a*, 11 *b*, *ncps*, *ncpd*) tritt meist zusammen mit ebenerwähntem Connectiv, wenig vor dem am höchst

gelegenen Randteil genannter Vorwölbung aus. Verläßt der Nerv gesondert das Ganglion, so geschieht dies doch immer in der Nähe des Connectivs (*cpc*).

Wo das Ganglion seitlich seine größte Ausdehnung erreicht hat, tritt der zweite der Hautnerven (Fig. 11 *a*, 11 *b*, *ncss*, *ncsd*) wenig über dem seitlichen Rand, schon auf der Oberseite des Ganglions aus. Er ist der mächtigste der drei Nerven. Seitennerven von ihm und dem ersten Nerven (*ncps*, *ncpd*) innervieren die Geschlechtsorgane, die in der Nähe der Geschlechtsöffnung liegen (Fig. 12).

Höher noch als der zweite (*ncss*, *ncsd*) und weiter nach hinten tritt der letzte (Fig. 11 *a*, *ncts*, *nctd*) Hautnerv, der an Stärke dem ersten (*ncps*, *ncpd*) Nerven entspricht, aus dem Ganglion aus. Er zieht zuerst seitlich wie auf Fig. 11 *a* oder gleich vom Ganglion aus in gerader Richtung nach dem Fußende des Tieres zu (s. S. 552).

Von den übrigen Pedalnerven sind die zahlreichsten und stärksten die Fußmuskelnerven (Fig. 11 *b*, I—X). An Stärke sind sie untereinander im allgemeinen gleich und entsprechen hierin dem zweiten Hautnerven (Fig. 11 *a*, 11 *b*, *ncss*, *ncsd*). Ihre Zahl variiert. Näheres hierüber findet sich S. 552 ff.

Die beiden gleichdünnen Blutgefäßnerven (Fig. 11 *b*, *nas*, *naps*, *nad*, *napd*) verlassen neben dem vordersten Fußnerven (Fig. 11 b, I) in der Richtung nach der Incisur (*i*) an der Vorderseite des Ganglions zu, das Ganglion. Ihre Austrittsstellen variieren. Doch tritt meist der zur Aorta ziehende Nerv (Fig. 11 *b*, *naps*, *napd*) mehr nach der Mitte der Ganglienunterseite aus, als der andre (*nas*, *nad*) [s. S. 557].

Bezeichnungen für die Pedalgangliennerven von *Helix pomatia* sind nicht vorhanden. Für die Fußnerven ist dies erklärlich, da sie durch ihre unregelmäßigen Verzweigungen einen inkonstanten Eindruck hervorrufen und in der großen Fußmasse kein genau umschriebenes Innervationsgebiet besitzen, das zur Bezeichnung verwandt werden könnte. Die Haut- und Blutgefäßnerven werden im Folgenden soweit dies ohne Schwierigkeiten geschehen kann, neu benannt.

Die Haut- und Geschlechtsnerven des Pedalganglions.

Die Fig. 12 zeigt die Innervierung der Körperhöhle des Tieres. Unter Körperhöhle ist hier der Hohlraum verstanden, den man vor sich hat, wenn man das Tier dorsal in der Längslinie vom Kopf bis zum Eingeweidesack öffnet. Die Eingeweideganglien mit den von ihnen austretenden Nerven, die Cerebralnerven bis auf den Penisnerv (*np*) sind entfernt. Von andern Organen sind nur ein Teil der Geschlechtsorgane

und die in den Fuß tretende linksseitige Retractormuskulatur (*rm*) gezeichnet.

Die von den Pedalganglien (Fig. 11*a*, 11*b*) ausgehenden Hautnerven (Fig. 12, *ncps*, *ncss*, *ncts*, *ncpd*, *ncsd*, *nctd*) strahlen fächerförmig vom Ganglion aus und verteilen sich auf der Innenseite der Wand der Körperhöhle. Es sind drei Nerven auf jeder Seite des Ganglions, die im Folgenden je nach der Entfernung vom Vorderende des Tieres als Nervus cutaneus pedalis primus sinister (*ncps*) und Nervus cutaneus pedalis primus dexter (*ncpd*), Nervus cutaneus pedalis secundus sinister (*ncss*) und Nervus cutaneus pedalis secundus dexter (*ncsd*) und als Nervus cutaneus pedalis tertius sinister (*ncts*) und dexter (*nctd*) unterschieden werden.

Der mittlere dieser drei Nerven, der Nervus cutaneus pedalis secundus, hat das größte Gebiet zu versorgen und besitzt dementsprechend auch die stärksten und meisten Seitennerven. Der Verlauf aller drei Nerven wird durch die seitlich von den Pedalganglien in den Fuß eintretende Columellarmuskulatur (*rm*) — zwischen dieser und den Fühlermuskeln treten die Nerven durch zur Körperhaut — und auf der rechten Seite durch Geschlechtsorgane beeinflußt. Letztere werden auch von diesen Nerven innerviert. Durch die asymmetrische Lage der Geschlechtsorgane wird die Symmetrie im Verlauf der Nerven auf beiden Seiten stark beeinträchtigt.

Die einzelnen Nerven sind nicht vom Bindegewebe umschlossen, sondern liegen in der Bindegewebsschicht eingebettet, die die Innenseite der Körperwand überzieht.

Nervus cutaneus pedalis primus. Der vordere Hautnerv des Pedalganglions.

Stets tritt dieser Nerv in der Nähe des Cerebropedalconnectives aus dem Pedalganglion aus, oft zweigt er sich erst außerhalb des Ganglions von genanntem Connectiv ab (Fig. 11a, *ncps*, *ncpd*).

Auf der linken Seite verläuft er als Nervus cutaneus pedalis primus sinister (Fig. 12, *ncps*) in einem nach der Medianlinie des Tieres zu offenen Bogen schräg nach vorn und ist bis in die Nähe der Scheide des großen Tentakels (*tsch*) zu verfolgen. Noch oberhalb der Columellarmuskulatur tritt nach rechts ein Seitenast ($ncps_1$) aus, der um genannte Muskulatur herumzieht und in zwei weiteren Teilnerven das Gebiet der Körperhaut innerviert, das in Höhe des Cerebralganglions an den Fuß grenzt. Ein Nerv ($ncps_2$), der im weiteren Verlauf nach links vom Hauptnerven austritt, ist nicht ganz konstant. Zuletzt verteilt sich

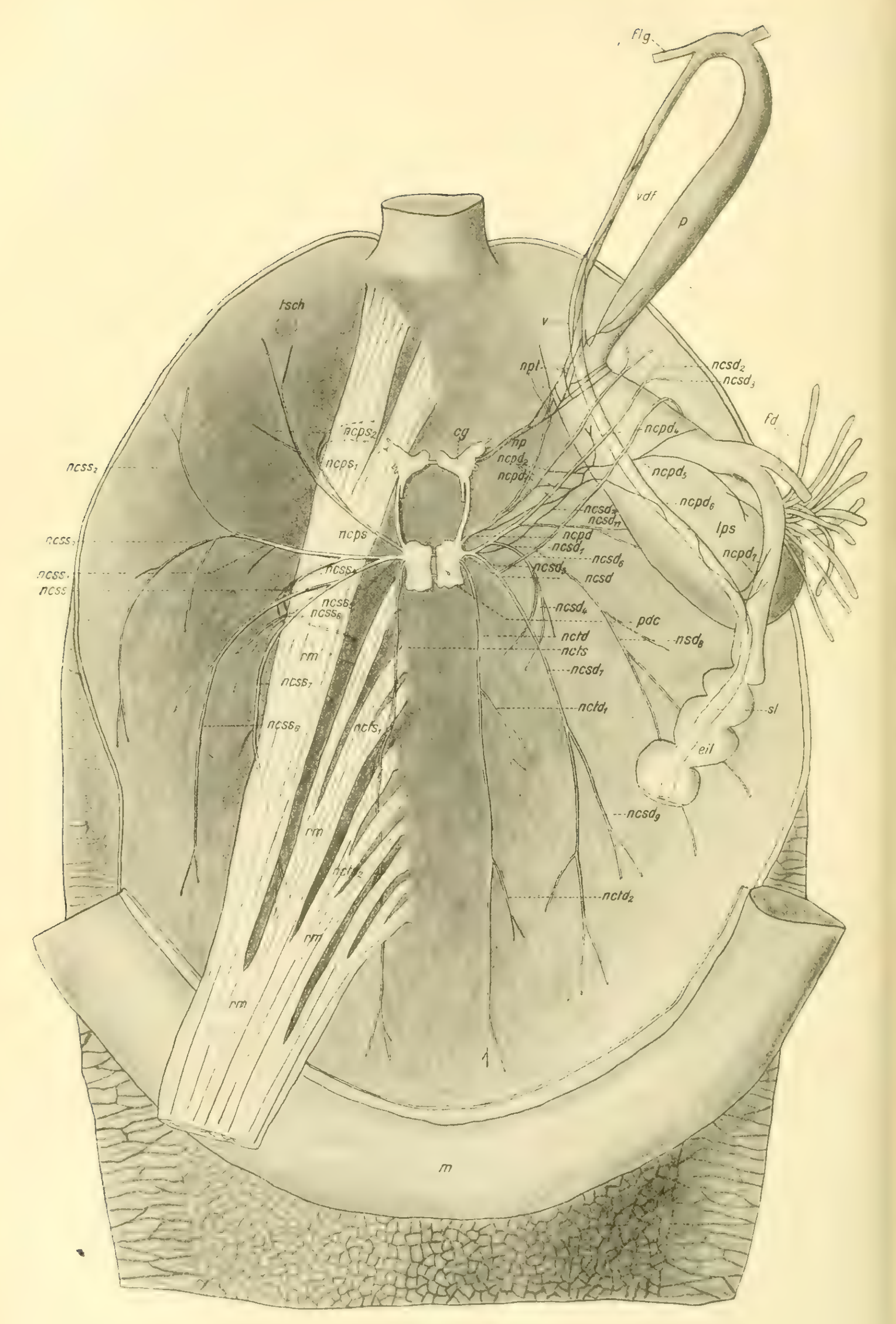


Fig. 12. (Erklärung nebenstehend.)

der vordere Hautnerv (*ncps*) in zwei Teilnerven in der Hautregion hinter der Scheide des großen Tentakels.

Auf der rechten Seite tritt der Nervus cutaneus pedalis primus dexter (Fig. 12, *ncpd*) über den Liebespfeilsack (*lps*) hinter dessen Vereinigung mit dem Penis (*p*) hinweg, über das Vas deferens (*vdf*), in zwei Endnerven zur Haut und weicht nur wenig von dem entsprechenden Nerv der linken Seite (*ncps*) ab. Bedeutender sind schon die Unterschiede zwischen den Nebennerven auf beiden Seiten. Der Nerv $ncpd_1$, der dem Nerv $ncps_1$ links entspricht, hat rechts die Vulva (*v*) an der nach der Innenseite des Tieres zu gelegenen Seite zu innervieren. Meist endet er auch in zwei Ästen. Hier auf der rechten Seite variiert seine Austrittsstelle vom Hauptnerven (*ncpd*) insofern, als der Nebennerv am Hauptnerven auf der Strecke vom Pedalganglion bis vor den Liebespfeilsack austreten kann. In selteneren Fällen gibt Nerv $ncpd_1$ noch einen, in der Figur nicht angegebenen Seitennerven zur Unterseite des Liebespfeilsackes (*lps*) ab.

Zwei bis drei kleinere Nerven, auf Fig. 12 sind drei angegeben, die zusammen als $ncpd_2$ bezeichnet sind, treten noch nach rechts vom Hauptnerven (*ncpd*) ab und bilden mit einem ebenso schwachen Nerven ($ncsd_{10}$), der meist in der Gabelung des Nervus cutaneus pedalis secundus dexter (*ncsd*) seinen Ursprung hat, einen Nervenplexus, ehe sie den Liebespfeilsack (*lps*) erreichen. Dieser Plexus setzt sich in drei Nerven fort, die nur zur Innervierung der Geschlechtsorgane dienen. Der vorderste $ncpd_4$ verteilt sich auf der Oberseite des dem Penis (*p*) benachbarten Teiles des Liebespfeilsacks. Der mittlere Nerv $ncpd_5$ zieht über den Liebespfeilsack zu den fingerförmigen Drüsen (*fd*). Vor letzteren teilt er sich meist und die beiden Teilnerven ziehen an jeder Seite der genannten Drüsen weiter, um sich schließlich am Liebespfeilsack zu verteilen. Selten sind schwache Nerven zu sehen, die von dem zuletzt genannten Nerven ($ncpd_5$) zu den fingerförmigen Drüsen (*fd*) abtreten.

Der letzte dieser drei Nerven ($ncpd_6$) dient nur der Innervierung des Samen (*sl*)- und Eileiters (*eil*). Er läuft, nachdem er den Samenleiter erreicht hat, an diesem spiralig weiter in der Richtung zum Eingeweidesack, gibt vor der Vereinigung des Samen- und Eileiters einige dünne Nerven an letzteren ab ($ncpd_7$) und verliert sich selbst bald am Samen-

Fig. 12. Die Lage des Tieres ist dieselbe wie auf Fig. 5. Man sieht den Verlauf der von den Pedalganglien (*pdc*) ausgehenden Haut- und Geschlechtsnerven. Von den Cerebralnerven sind hier nur die Penisnerven (*np*) in ihrem Verlauf gezeichnet. Die Eingeweideganglien mit ihren Nerven sind weggenommen. Von andern Organen sind nur die linksseitige Retractormuskulatur (*rm*) und die Geschlechtsorgane in der Nähe der Geschlechtsöffnung zu sehen.

leiter. Auch am Eileiter lassen sich die Nerven nicht weit verfolgen.

Mit diesen wenigen Nerven — wenn wir von dem aus dem Cerebralganglion kommenden Penisnerven absehen — ist die Innervation der Geschlechtsorgane, soweit sie in der Nähe der Geschlechtsöffnung gelegen sind, erschöpft; alle übrigen in diesem Abschnitt behandelten Nerven sind reine Hautnerven.

Im Vorhergehenden ist der allgemeine, am meisten vorkommende Typ der Nerven zu den eben besprochenen Geschlechtsorganen (*v*, *lps*, *eil*, *sl*, *fd*) gegeben. Im einzelnen zeigt jedes Tier mehr oder weniger geringe Abweichungen.

Nervus cutaneus pedalis secundus. Der mittlere Hautnerv des Pedalganglions.

Der Nervus cutaneus pedalis secundus (Fig. 11*a*, *ncsd*, *ncss*) verläßt das Pedalganglion am oberen seitlichen Rand hinter dem Nervus cutaneus pedalis primus (Fig. 11*a*, *ncpd*, *ncps*). Er zeigt von allen hier besprochenen Hautnerven die größten Verschiedenheiten im Verlauf auf beiden Seiten. Die aus den Verästelungen hervorgehenden Nerven entsprechen sich zwar, doch verlaufen sie rechts teils über den Liebespfeilsack (*lps*), teils unter ihm her und lassen dadurch die obenerwähnte Ungleichheit entstehen.

Auf der linken Seite der Fig. 12 teilt sich der Nervus cutaneus pedalis secundus sinister (*ncss*) bald nach Verlassen des Ganglions in zwei gleichstarke Nerven. Der vordere ($ncss_1$) zieht nach der Seite, um auf halbem Weg sich abermals in zwei Nerven zu teilen, die im Bogen nach vorn ($ncss_2$) und hinten ($ncss_3$) ziehen. Jeder der beiden Teilnerven erreicht hierbei ungefähr die Länge des Hauptnerven ($ncss_1$). Die weiterhin vorkommenden Seitennerven sind meist klein und inkonstant. Erwähnenswert ist nur der erste, vom Nerven $ncss_1$ sich abtrennende Nerv ($ncss_4$) wegen seiner Stärke und seines konstanten Vorkommens. Er steht an Durchmesser dem Nerven $ncss_1$ nicht viel nach. In seinem kurzen Verlauf biegt er um die Muskulatur (*rm*) herum und innerviert in zwei Teilnerven, ähnlich dem oben erwähnten Nerven $ncps_1$ die Körperhaut hinter den Pedalganglien an der Grenze von Haut und Fuß.

Der zweite Teilnerv ($ncss_5$) des Nervus cutaneus pedalis secundus sinister richtet seinen Lauf nach hinten und beschreibt mit seinen zwei starken Teilnerven einen nach der Medianebene des Tieres offenen Bogen. An Stärke entspricht er dem Nerven $ncss_1$. Der äußere seiner

beiden Teilnerven (*ncss*$_6$) beschreibt einen Bogen mit größerem Radius als der andre (*ncss*$_7$). Beide ziehen weit nach hinten bis zum Mantelrand. Sie lassen sich fast bis zu den Eintrittsstellen der oben (S. 539ff.) behandelten Mantelnerven verfolgen.

Zwischen ihnen an der Gabelung oder in der Nähe der Gabelung an einem dieser beiden Nerven treten zwei andre Nerven (*ncss*$_8$) benachbart aus. Sie sind meist schwach, relativ kurz und innervieren die Haut zwischen den Innervationsbezirken der Nerven *ncss*$_3$ und *ncss*$_4$. Die kleinen Seitennerven von *ncss*$_6$ und *ncss*$_7$ sind zu variabel, als daß es sich lohnte, sie zu berücksichtigen.

Auf der rechten Seite teilt sich der Nervus cutaneus pedalis secundus dexter (Fig. 12, *ncsd*) genau wie der Nerv auf der linken Seite, bald nach Austritt aus dem Ganglion in zwei Nerven, den vorderen *ncsd*$_1$, der auf der linken Seite dem Nerven *ncss*$_1$ entspricht und einen nach hinten verlaufenden, dem *ncss*$_5$ links entsprechenden Nerven *ncsd*$_5$. Der Winkel, den beide Teilnerven rechts bilden, ist nun dadurch, daß Nerv *ncsd*$_1$ über den Liebespfeilsack (*lps*) hinweg, parallel dem Nerven *ncpd* verläuft, bedeutend größer als links. Dadurch sind auch die beiden großen Endnerven, in die der Nerv *ncss*$_1$ links sich teilt, rechts bedeutend kleiner geworden (*ncsd*$_2$ und *ncsd*$_3$).

Analog dem Nerven *ncss*$_4$ ist rechts Nerv *ncsd*$_4$ ausgebildet. Der zu den Geschlechtsorganen führende Nerv *ncsd*$_{10}$, der an der Teilungsstelle des Nervus cutaneus pedalis secundus dexter (*ncsd*) entspringt, ist oben schon beschrieben worden.

Den Nerven *ncss*$_6$ und *ncss*$_7$ auf der linken Seite entsprechen rechts die Nerven *ncsd*$_6$ und *ncsd*$_7$. Ersterer läuft parallel dem Nerven *ncsd*$_1$ und *ncpd* über den Liebespfeilsack hinweg, vorher wie diese auch über das Vas deferens (*vdf*). Dann zieht er zwischen Liebespfeilsack und Körperhaut wieder eine Strecke zurück, ohne jedoch in der Richtung nach dem Mantelrand soweit vorzudringen, wie der entsprechende Nerv (*ncss*$_6$) auf der linken Seite. Dagegen zeigen die Nerven *ncss*$_7$ und *ncsd*$_7$ gleichen Verlauf.

Es mußten nun einige Nerven kräftiger für den Teil der Körperhaut ausgebildet werden, der durch den veränderten Verlauf des Nerven *ncsd*$_9$ ohne Nervenversorgung war. So hat sich ein Nerv *ncsd*$_8$ als Nebennerv des Nerven *ncsd*$_6$ ausgebildet, dessen Innervationsgebiet dem Nerven *ncss*$_6$ auf der linken Seite etwa entspricht. Oft sind noch andre Seitennerven aus demselben Grunde stärker auf der rechten als auf der linken Seite entwickelt, so Nerv *ncsd*$_{11}$ als Nebennerv von *ncsd*$_1$ und *ncds*$_9$ als Nebennerv von *ncsd*$_7$. Wenn der Nerv *ncsd*$_8$ auch stets vorhan-

den ist, so variiert doch sein Ursprung; der Nerv kann in der Gabelung der Nerven $ncsd_6$ und $ncsd_7$ oder auch als Seitennerv des letzteren austreten. Ebenso ist der Ursprung von Nerv $ncsd_9$ am Nerven $ncsd_7$ variabel. Nerv $ncsd_8$ rechts kann auch als Analogon zu $ncss_8$ links gedeutet werden. Statt des Nerven $ncsd_{11}$ findet man oft auch einen Seitennerven von $ncsd_8$ stärker ausgebildet.

Nervus cutaneus pedalis tertius. Der hintere Hautnerv des Pedalganglions.

Im Gegensatz zu den beiden andern Hautnerven entspringt dieser Nerv (Fig. 11 *a*, *ncts*, *nctd*) nicht am Rand, sondern auf der Oberseite des Pedalganglions hinter dem Nervus cutaneus pedalis secundus (Fig. 11 *a*, *ncss*, *ncsd*). Zwischen den Austrittsstellen genannter zwei Nerven liegt in Bindegewebe eingebettet die Statocyste (Fig. 1, *stc*).

Hier, wo keine Geschlechtsorgane störend auf den Verlauf einwirken, stimmen auf beiden Seiten die Nerven überein. Sie ziehen im ganzen parallel der Medianlinie nach hinten und verlieren sich meist jederseits in zwei Teilnerven in der Muskulatur unter dem hinteren Mantelrand (Fig. 12, *m*), ähnlich den weiter nach außen gelegenen Nerven $ncsd_7$ und $ncss_7$.

Der Hauptnerv bildet jederseits einen langen Längsstrang, von dem nach außen zwei relativ kurze Seitennerven austreten. Die Austrittsstellen dieser Nerven sind so verteilt, daß sie den Hauptnerven in drei, etwa gleich lange, Abschnitte zerlegen. Der erste Seitennerv ($ncts_1$, $nctd_1$) ist stärker als der zweite ($ncts_2$, $nctd_2$). Während seines Verlaufes schlängelt sich der Hauptnerv (*ncts*, *nctd*) mit seinen Nebennerven durch die in den Fuß eintretende Retractormuskulatur hindurch.

Die Fußnerven (Nervus musculi pedalis I—X).

Die Figuren 13 *a*, *b*, *c* zeigen die Innervationsverhältnisse der Fußmuskelnerven (*fn*). Auf Fig. 13 *a* sieht man die Nerven in die Fußmuskulatur sich einsenken. Auf Fig. 13 *b* sind die Nerven im Fuß eines Tieres bis zur beginnenden feinen Verästelung gezeichnet. Figur 13 *c* zeigt die feineren Verzweigungen und das Nervennetz der Fußsohle (*nn*).

Weniger klar als bei den eben behandelten Haut-Geschlechtsnerven liegen die Innervationsverhältnisse im Fuß. Schon die Literaturangaben über die Anzahl der Fußnerven sind so verschieden, daß man daraus allein schon auf eine bedeutende Inkonstanz schließen kann. Unter

Betonung diessr Inkonstanz gibt BIEDERMANN vier bis sechs Nervenpaare an, BÖHMIG nennt sieben und VON IHERING schreibt: »Ihre Zahl ist schwer festzustellen, da schon sehr weit oben dicht bei ihrem Austritt aus dem Ganglion die einzelnen Stämme sich in mehrere Zweige teilen. Es schien mir jedoch, als ob sich durch Zusammenfassen der

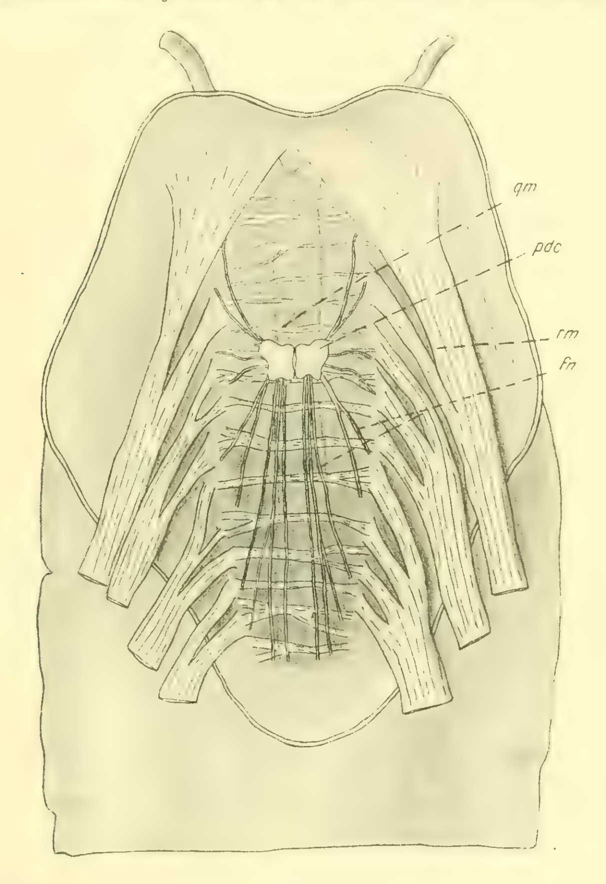


Fig. 13 *a*.

Die Pedalganglien (*pdc*) liegen der Muskelmasse des Fußes auf. Von den Ganglien strahlen die Nerven radiär aus. *qm*, Quer-; *vm*, Retraktormuskulatur.

nahe nebeneinander entspringenden Nerven 6 (oder 7) Hauptstämme jederseits nachweisen ließen«.

Nach meinen Untersuchungen kommen fast immer nur die beiden folgenden Fälle vor. Es gehen entweder von der Unterseite des Pedalganglions sechs Nervenstämme aus (Fig. 11 *b*, *st*, 1—6), die benachbart entspringenden Nerven dabei, wie bei VON IHERING, zu einem

Stamm vereinigt, oder es gehen nur fünf Nervenstämme vom Ganglion aus (Fig. 13*a* und 13*b*). Dabei fehlt dann einer der nach der Seite gehenden Nerven (V oder IV). Man kann noch mit allerdings gerin-

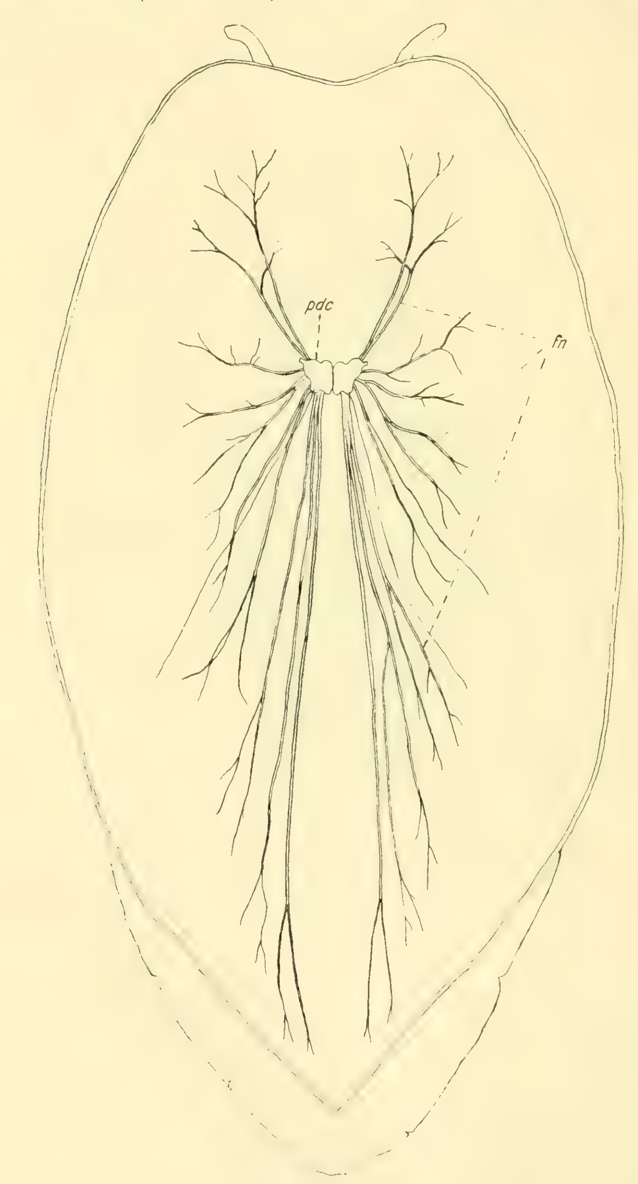


Fig. 13*b*.

Es ist hier der Verlauf der Fußmuskelnerven (*fn*) bis zum Beginn der feineren Verästelungen gezeichnet.

gerer Genauigkeit sagen, daß der nach dem Fußende gerichtete Nervenstamm aus drei (Fig. 11 *b*, VIII, IX, X), der nach der Seite sich anschließende aus zwei (Fig. 11 *b*, VI, VII), der am weitesten nach vorn

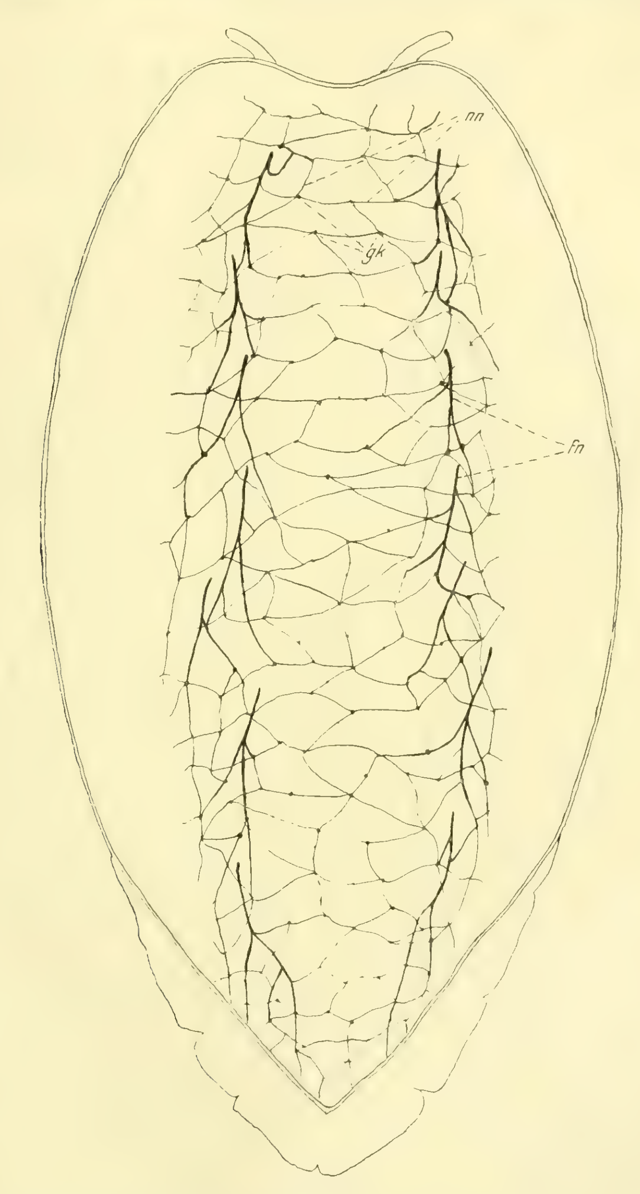


Fig. 13 *c*.
Die feineren Verästelungen der Fußnerven mit dem Nervennetz (*nn*) der Fußsohle.

gelegene auch aus zwei (Fig. 11 *b*, I, II) und die übrigen aus nur je einem Nerven beständen.

Die Nerven, sie seien als Nervus musculi pedalis I—X unterschieden, treten alle hoch auf der Unterseite des Ganglions in etwa gleicher Stärke aus und bilden mit ihren Austrittsstellen, abgesehen von den beiden hintersten Stämmen (Fig. 11 *b*, *st* 5 und 6), eine gerade Linie.

Präpariert man die Pedalganglien frei und entfernt auch das benachbarte Bindegewebe, dann sieht man, wie auch Fig. 13 *a* zeigt, daß die Fußnerven (*fn*) radiär nach allen Seiten ausstrahlen und sich nach kürzerem oder längerem Verlauf in die Muskulatur des Fußes einsenken.

Der Teil des Fußes hinter dem Eingeweidesack ist bedeutend mächtiger als der vordere; er beansprucht dementsprechend auch die meisten Nerven. In ihm verlaufen die Nerven um so höher und sind um so länger, je näher sie der Medianlinie liegen (Fig. 13 *b*). Man kann eine gleichmäßige Abnahme der hohen dorsalen Lage, Hand in Hand mit der Verkürzung der Nerven von der Medianlinie hinter dem Eingeweidesack nach den Seiten zu wahrnehmen. Nach vorn zu von den Seiten werden die Nerven wieder länger (Fig. 13 *b*).

Es wäre überflüssig sich mit den Verzweigungen der einzelnen Nerven im Fuß bei der bestehenden Verschiedenheit weiter zu beschäftigen, Fig. 13 *b* gibt im allgemeinen darüber Klarheit.

Die eben behandelten Nerven im Fuß sind hauptsächlich motorischer Natur, sie innervieren die Muskulatur und bilden das Sohlennetz der Sohle, in zweiter Linie dienen sie der Innervierung der kleineren Blutgefäße, der Fußdrüse und des Bindegewebes im Fuß.

Die feineren Verzweigungen kommen alle in fast konstantem Abstand vom Rande der Fußsohle zustande (Fig. 13 *c*) auf jeden Fall ist ein breiter Längsstreifen im Fuß frei davon. Die Verästelungen gehen dann in einen Plexus (Fig. 13 *c*, *nn*) von gleichmäßig starken, über die ganze Fußsohle verteilten, feinen Nerven über, in denen in größerer Zahl Ganglienknötchen (*gk*) vorhanden sind.

In seinen: »Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen« hat W. Biedermann diese Verhältnisse genau untersucht. Simroth hat schon vorher in der Arbeit: Die Bewegungen unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle des *Limax cinereoniger*« diese Fragen auch für *Helix pomatia* besprochen. Beide Forscher kommen am Schluß ihrer eingehenden Untersuchungen zu dem gleichen Resultat, das auch mit meinen Befunden so genau übereinstimmt, daß ich eine Stelle aus der Arbeit von Simroth anstatt meiner

Beschreibung wiedergeben kann. Man findet bei *Helix pomatia* »anastomosierende Nerven von allen möglichen Richtungen, so daß auch die schrägen Nerven mehr vertreten sind als bei *Limax*. Doch treten weder besonders starke noch überhaupt quergerichtete Commissuren hervor. Es gelingt wohl leicht, von der linken Seite der Sohle in einer Zickzacklinie, die der Geraden sich nähert, auf die rechte zu gelangen, aber eigentliche Quernerven fehlen. Versucht man in der Längsrichtung des Körpers die Nerven zu verfolgen, so gelingt auch das, aber die Linie wird eine viel stärker gebrochene, sie weicht viel mehr von der Geraden ab. Die Maschen, die die Nerven bilden, sind meist Vierecke, Trapeze, deren Längsachse der Querachse des Körpers parallel ist«.

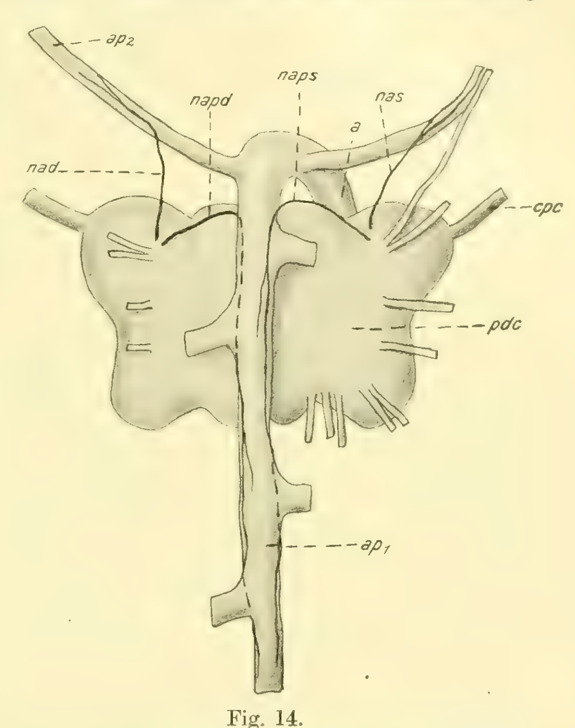


Fig. 14.

Ventralansicht der Pedalganglien mit der Fußarterie (ap_1) und den Blutgefäßnerven.

Es ließe sich noch hinzufügen, daß das Nervennetz nicht eine gleichmäßige horizontale Lage einnimmt, sondern an den Seiten unterhalb der eintretenden größeren Nerven (*fn*) nicht flächenhaft, sondern räumlich zu denken ist und nach der Mittellinie abfällt (Fig. 13*c*), so daß hier in der Mitte die Flächenform für ein mehr oder weniger breites Längsband erreicht wird.

Blutgefäßnerven des Fußes (Fig. 14, *nas, nad, naps, napd*).

Einige Nerven bleiben noch zu erörtern übrig, die beiden Paare Blutgefäßnerven. Die Aorta (*a*) — Fig. 14 veranschaulicht in Ventralansicht diese Verhältnisse — biegt bekanntlich, nachdem sie zwischen den Eingeweide- und Pedalganglien hindurch getreten ist, in einem kräftigen Teilstamm nach unten in den Fuß, läuft unter den Pedal-

ganglien der Aorta parallel als Arteria pedalis (ap_1) im Fuß zurück und versorgt mit Seitenästen den Fuß. Wo die Fußarterie von der Aorta abbiegt, treten zwei gesonderte Blutgefäße (ap_2) nach vorn in den Fuß. Letztere treten im weiteren Verlauf an die vordersten Fußnerven (Fig. 11 *b*, I) heran, werden aber von zwei selbständigen, allerdings sehr feinen Nerven innerviert, die benachbart der Austrittsstelle des vorderen Fußnerven (Fig. 11 *b*, I) entspringen (Fig. 14, *nas*, *nad*) und am Blutgefäß etwa bis zum Eintritt in die Fußmuskulatur zu verfolgen sind. Ebenso lassen sich zwei Nerven (*naps*, *napd*) an den Seiten der Fußarterie (ap_1) weiter verfolgen, die auch den ersten benachbart aus dem Ganglion austreten. In seltenen Fällen gehen noch Nerven von ihnen zur Fußdrüse.

Diese vier Blutgefäßnerven seien als Nervus pedalis anterior sinister (*nas*) und Nervus pedalis anterior dexter (*nad*) und Nervus pedalis posterior sinister (*naps*) und dexter (*napd*), je nach der Entfernung vom Kopfende des Tieres unterschieden.

VIII. Die Buccalganglien mit den Buccalnerven.

Die Fig. 15 zeigt den Radulasack mit Buccalganglion und Buccalnerven von der Seite, Fig. 3 in Dorsalansicht. Fig. 3 zeigt deutlich die Größenunterschiede und Lageverhältnisse des Buccal- und Cerebralganglions. Der Teil des Darmes, der auf Fig. 3 zu sehen ist, ist nach vorn zurückgeschlagen zu denken. Den Verlauf der Darmnerven zeigt Fig. 16.

Die beiden Buccalganglien (*bg*) liegen dem Schlundkopf (*schl*) hinter der Austrittsstelle des Darmes auf. Stets ragen sie seitlich etwas über den Darm hinaus. Die Gestalt ist nicht ganz konstant, meist nieren- oder bohnenförmig. An Größe bleiben sie weit hinter den andern Ganglien des Tieres zurück, wie ein Vergleich mit den Cerebralganglien auf Fig. 3 zeigt. An Farbe und Pigmentierung unterscheiden sie sich kaum von andern Ganglien. An ihren vorderen Enden sind sie weiter von einander entfernt, als an den hinteren; an letzteren tritt die kräftige, an Länge einem Buccalganglion gleichkommende, gerade oder leicht nach hinten ausgebogene Commissur (*bcc*) über.

Das Versorgungsgebiet der Buccalnerven ist der Schlundkopf (*schl*), Darm (*dr*) und die Speicheldrüsen (*sdr*). Bisher sind sie nur von Böhmig beschrieben, aber noch nicht bezeichnet worden. Die Zahl und Lage der Nerven stimmt bei *Helix pomatia* und *Arion empiricorum* vollkommen überein.

Die stärksten Buccalnerven sind die Schlundkopfnerven (*npp*,

bnps, npt). Sie dienen der Innervierung der Pharynxmuskulatur. Vom Ganglion ziehen sie nach vorn und seitlich am Schlundkopf hinab, dabei wird ihre Lage in der Muskulatur gleichmäßig tiefer.

Von ihnen treten der Nervus pharyngealis primus (Fig. 3, Fig. 15, *npp*), der bei Böhmig nicht angegeben ist, mit dem Nervus pharyngealis secundus (Fig. 3, Fig. 15, *bnps*) am vorderen Ende des Ganglions, der Nervus pharyngealis tertius (Fig. 3, Fig. 15, *npt*) am hinteren Ende neben der Commissur (*bcc*), alle drei Nerven in einer Ebene aus. Der erste (*npp*) ist schwächer als die beiden gleichstarken andern und verläßt das Ganglion nach der Mediane zu neben dem Nervus pharyngealis secundus (*bnps*).

Die übrigen Buccalnerven sind alle schwächer als die eben genannten und verlassen das Ganglion an der nach innen zu gelegenen Seite, teils am Rand (Fig. 3), teils auf der Oberseite, dann aber meistens nicht weit vom innern Rand entfernt. Diese Austrittsstellen liegen alle auf der Hälfte des Ganglions, an der der Nervus pharyngealis secundus (Fig. 3, Fig. 15, *bnps*) das Ganglion verläßt.

Von den beiden Darmnerven hat der hintere stärkere Nervus gastricus posterior (Fig. 3, Fig. 15, *ngp*) einen bedeutend längeren Verlauf als der andre (*nga*). Letzterer tritt meist in derselben Ebene mit den drei Pharynxmuskelnerven (Fig. 3, Fig. 15, *npp, bnps, npt*) aus dem Ganglion aus.

Der hintere Darmnerv (*ngp*) und der dünne Speicheldrüsennerv, Nervus glandulae salivalis (Fig. 3, Fig. 15, *ngs*), verlassen das Ganglion auf der Oberseite. Die gegenseitige Lage der Austrittsstellen variiert in den Grenzen, die in den Fig. 3 und 15 angegeben sind.

Buccalnerven.

Der Nervus pharyngealis primus (vorderer Schlundkopfnerv [*npp*]) ist der schwächste der drei Schlundkopfnerven. Er tritt am vorderen Ende des Ganglions aus und verläuft parallel der Medianlinie nach vorn. Dabei zieht er über die Speichelgänge (*sg*), wo diese in den Schlundkopf eintreten. Fast stets tritt hier von diesem Nerv ein Seitennerv ab (npp_1), der zu den Speichelgängen führt. In deren Nähe teilt sich dieser vordere Schlundkopfnerv (*npp*) in mehrere Äste, die sich bald in der benachbarten Dorsalmuskulatur verlieren. Doch tritt die Verteilung schon in höheren Muskelschichten ein als bei den andern Schlundkopfnerven.

Der Nervus pharyngealis secundus (mittlerer Schlundkopfnerv [*bnps*]) entspringt neben dem vorigen Nerven nach außen von ihm

am Ganglion. Doch ist er bedeutend stärker als jener. Bald teilt er sich in zwei Teilnerven. Der vordere ($bnps_1$) von beiden zieht schräg nach vorn, teilt sich meist nochmals in zwei gleichstarke Nerven ($bnps_3$ und $bnps_4$) und innerviert mit kleineren Seitennerven die Muskulatur

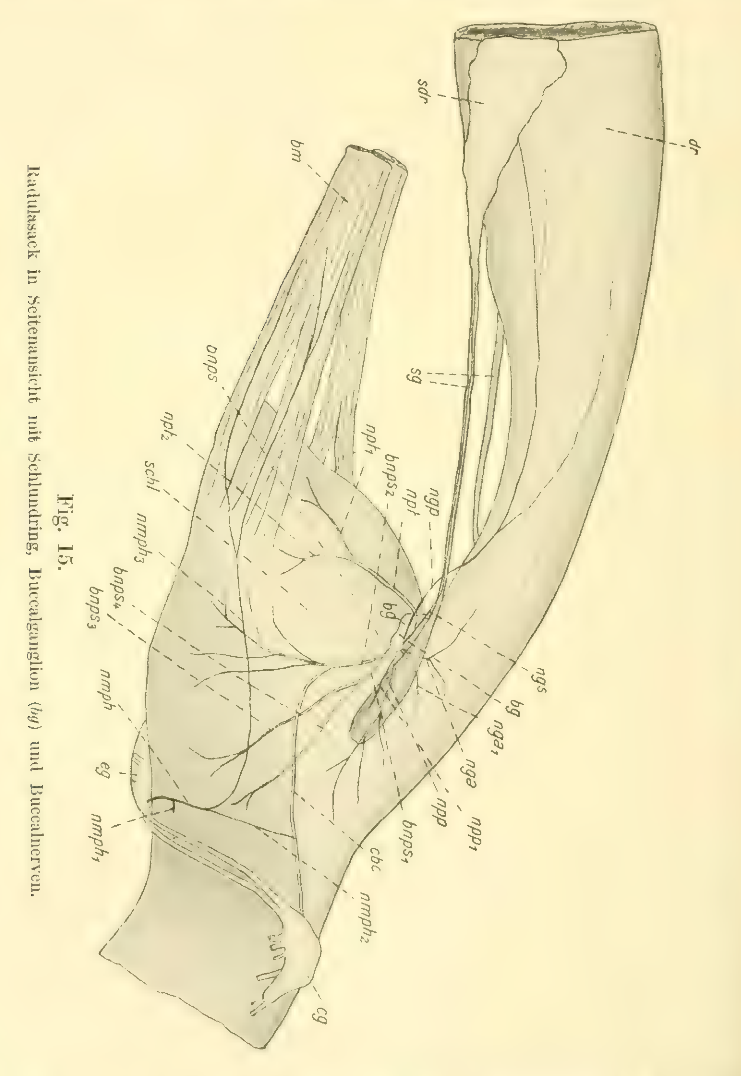


Fig. 15.
Radulasack in Seitenansicht mit Schlundring, Buccalganglion (*bg*) und Buccalnerven.

hinter der Radula. Die Muskulatur der Radula selbst wird (s. S. 521 ff.) von den Lippennerven versorgt.

Der zweite hintere Teilnerv ($bnps_2$) hat sein Innervationsgebiet seitlich am Radulasack, nur wenig vor dem Ganglion selbst. Er ver-

breitet sich schließlich in einer Anzahl inkonstanter Nerven in genanntem Gebiet. Von größerer Bedeutung ist er insofern, als von ihm, etwas variabel, doch nie allzuweit vom Ganglion das Cerebrobuccalconnectiv (*cbc*) austritt. Man könnte auch, wie Böhmig, sagen, das Cerebrobuccalconnectiv tritt aus dem Buccalganglion selbst aus, dann müßte man den zweiten Teil des Nerven $bnps_2$ als Seitennerv des Connectives ansehen. Doch halte ich es wegen des gleichmäßigen Verlaufs des oben angegebenen Nerven $bnps_2$ für berechtigter, diesen als Hauptnerven und das Connectiv als Nebennerven anzusprechen. Mit dem Connectiv verbindet sich in der Nähe des Cerebralganglions ein Seitennerv (Fig. 15, $nmph_2$) des Nervus musculi retractoris pharyngealis (s. S. 534). Da der Schlundring die verschiedensten Lagen zum Schlundkopf einnehmen kann, man vergleiche nur die Figuren 3 und 15, so kann das Connectiv nicht in der Muskulatur, wie seine Nachbarnerven, verlaufen, sondern muß in der Körperhöhle beweglich sein.

Nervus pharyngealis tertius. (Hinterer Schlundkopfnerv [Fig. 3, 15, *npt*]).

Der dritte der Schlundkopfnerven entspricht an Stärke dem zweiten, doch ist seine Ausdehnung geringer. Er verläuft vom Ganglion aus nach hinten bis in die Nähe der Buccalmuskulatur (*bm*) und teilt sich vorher in zwei konstante und gleichstarke Teilnerven (npt_1, npt_2).

Nervus gastricus anterior. Vorderer Darmnerv [Fig. 3, 15, *nga*]).

Dieser Nerv verläßt das Ganglion am vorderen Rand, benachbart dem ersten Schlundkopfnerv, doch mehr nach der Medianlinie zu als dieser. Unter dem Speichelgang her erreicht er auf dem nächsten Weg den Ösophagus und verteilt sich hier in mehrere Nerven. Selten ist der vordere Darmnerv am Darm weit zu verfolgen. Sein erster Seitennerv (nga_1) tritt manchmal so früh vom Nerven ab, daß man ihn für einen selbständigen Nerven halten könnte. An Stärke ihm gleich (beide sind aber schwächer als die Schlundkopfnerven) verläßt der zweite Darmnerv, der

Nervus gastricus posterior (hinterer Darmnerv [Fig. 15, Fig. 16]),

das Buccalganglion auf der vorderen Oberseite, nicht weit vom ersten Darmnerv und folgt dem Darm (*dr*) bis zur Leber (*le*). Vom Ganglion zieht der Nerv unter den Speichelgängen hindurch zum Darm

und an diesem in einer der vielen Längsfurchen aufwärts. Bald treten inkonstante Seitennerven ab, die sich am Darm verlieren. Der Hauptnerv läuft unter den Speicheldrüsen (*sdr*) weiter und verdickt sich merklich

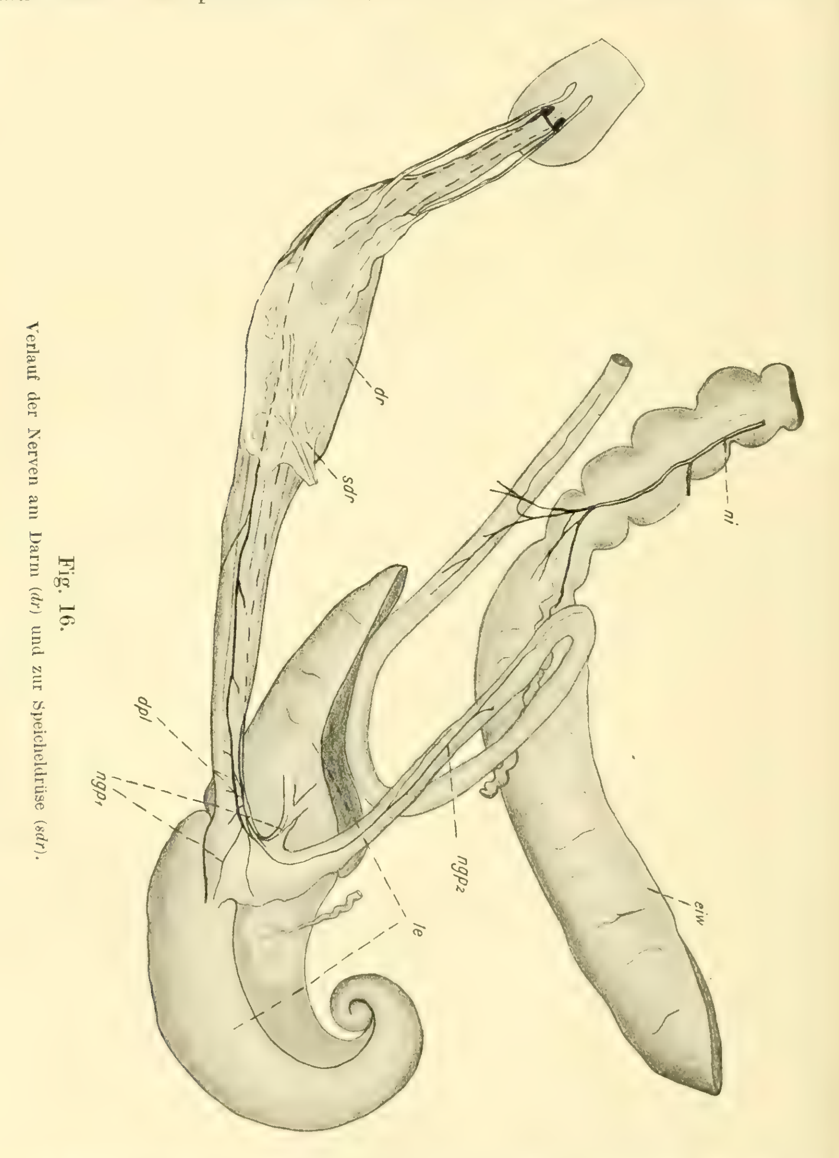


Fig. 16.
Verlauf der Nerven am Darm (*dr*) und zur Speicheldrüse (*sdr*).

vor der Leber. Hier treten auch beide Nerven, der vom rechten und vom linken Buccalganglion nahe zusammen und verlaufen eine Strecke parallel. Vor der Leber tritt Plexusbildung (*dpl*) ein. An dieser Stelle

finden sich bei *Arion empiricorum* im Nerven Ganglienknötchen, die bei *Helix pomatia* nicht vorhanden sind, im übrigen entsprechen diese Verhältnisse bei *Helix* denen bei *Arion*. Mit dem Darm dringen Nervenzweige in die Leberlappen ein (ngp_1). Ein Nervenzweig läßt sich meist noch am Darm entlang bis in die Nähe der Niere verfolgen (ngp_2). Doch innerviert der Nervus gastricus posterior weitere Teile des Darmes nicht mehr, sondern dies geschieht durch Seitennerven des Nervus intestinalis (Fig. 16, *ni*, s. S. 535ff.) und des Nervus analis (s. S. 542). Letzterer ist jedoch auf Fig. 16, ebenso wie der Enddarm, nicht gezeichnet.

Nervus glandulae salivalis. (Speicheldrüsennerv [Fig. 3, 15, *ngs*].)

Dieser Nerv tritt ebenso wie der vorige auf der vorderen Oberseite des Ganglions aus und bald an den benachbarten Speichelgang heran. An diesem läuft er aufwärts ohne Seitenäste abzugeben bis zu den Speicheldrüsen. Innerhalb der Speicheldrüsen (*sdr*) läßt er sich nur noch schwer weiter verfolgen.

Verzeichnis der Ganglien des Centralnervensystems mit ihren Connectiven und Nerven.

Cerebralganglien.

Protocerebrum
- Nervus olfactorius.
- Nervus opticus.
- Nervus cutaneus cephalicus.
- Nervus peritentacularis externus.

Mesocerebrum.

Metacerebrum.
- Nervus peritentacularis internus.
- Nervus labialis internus.
- Nervus labialis medianus.
- Nervus labialis externus.
- Nervus penis.
- Nervus arteriae cerebralis.
- Nervus acusticus.

Cerebrobuccalconnectiv.
Cerebropedalconnectiv.
Cerebropleuralconnectiv.

Eingeweideganglien.

Pleuralganglion.
- Nervus musculi columellaris.
- Nervus musculi retractoris pharyngealis.
- Cerebropleuralconnectiv.
- Pleuropedalconnectiv.

Rechtes Parietalganglion.
- Nervus pallialis dexter externus.
- Nervus pallialis dexter internus.
- Nervus aortae.

Linkes Parietalganglion.
- Nervus pallialis sinister.
- Nervus cutaneus pallialis.

Visceralganglion.
- Nervus analis.
- Nervus intestinalis.

Pedalganglien.

- Nervus cutaneus pedalis primus.
- Nervus cutaneus pedalis secundus.
- Nervus cutaneus pedalis tertius.
- Nervus arteriae pedalis anterior.
- Nervus arteriae pedalis posterior.
- Nervus musculi pedalis (I—X).
- Cerebropedalconnectiv.
- Pleuropedalconnectiv.

Buccalganglien.

- Nervus pharyngealis primus.
- Nervus pharyngealis secundus.
- Nervus pharyngealis tertius.
- Nervus gastricus anterior.
- Nervus gastricus posterior.
- Nervus glandulae salivalis.
- Cerebrobuccalconnectiv.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, auf dessen Anregung ich diese Arbeit unternahm, für das Interesse, das er mir stets entgegengebracht hat und die Förderung meiner Arbeit durch seine Ratschläge, aufrichtig zu danken. Ebenso

bin ich Herrn Dr. HARMS für seine Unterstützung zu besonderem Dank verpflichtet.

Marburg, im Februar 1914.

Literaturverzeichnis.

BECK, Anatomie einer deutschen Buliminus-Art. Inaug.-Diss. Jena 1912.

W. BIEDERMANN, Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. Arch. f. Physiol. Bd. CVII. 1905. Bd. CXI. 1906.

L. BÖHMIG, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems einiger Pulmonatengasteropoden. Inaug.-Diss. Leipzig 1883.

FLEMMING, Zur Anatomie der Landschneckenfühler und Neurologie der Mollusken Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXII. 1872.

B. HALLER, Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns. Ein Beitrag zur stufenweiseu Entfaltung dieser bei den Achordaten. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. LXXXI. Hft. III. 1913.

H. VON IHERING, Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. IX. 1875.

H. LACAZE-DUTHIERS, Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques. Arch. de zool. expérim. I. 1872.

A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Mollusken, K. HESCHELER. Jena 1907.

F. LEYDIG, Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. I. 1865.

— Über das Gehörorgan der Gasteropoden. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. VII. 1871.

J. MEISENHEIMER, Die Weinbergschnecke. Leipzig 1912.

E. MERKER, Nervenkreuzungen als Folgen einer ehemaligen Chiastoneurie bei den pulmonaten Gastropoden und die zweifache Art ihrer Rückbildung. Zoolog. Anzeiger. 1913. Bd. XLI.

SAMASSA, P. Über die Nerven des augentragenden Fühlers von Helix pomatia. Zool. Jahrbücher. Bd. VII. 1894.

W. SCHMIDT, Untersuchungen über die Statocysten unsrer einheimischen Schnekken. Inaug.-Diss. 1912. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XLVIII.

C. SEMPER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. 1857.

H. SIMROTH, Über die Sinnesorgane unsrer einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.

— Bewegungen unsrer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle des Limax cinereoniger. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII. 1879.

— Nervensystem der Mollusken in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1910. Lieferung 109—112.

Erklärung der Abkürzungen der Nervatur von Helix pomatia.

bcc, Buccalcommissur;
bg, Buccalganglion;
bn, Verbindung zwischen rechtem Parietal- und Visceralganglion;
bnps, Nervus pharyngealis secundus;
$bnps_1$—$bnps_4$, Seitennerven des vorigen;
ca, Commissura transversalis anterior;
cbc, Cerebrobuccalconnectiv;
cc, Cerebralcommissur;
cg, Cerebralganglion;
cp, Commissura transversalis posterior;
cpc, Cerebropedalconnectiv;
cplc, Cerebropleuralconnectiv;
dpl, Darmnervenplexus;
eg, Eingeweideganglien;
fn (*I*—*X*), Fußmuskelnerven;
gk, Ganglienknötchen der Fußsohle;
gol, Ganglion des Nervus olfactorius;
Msc, Mesocerebrum;
Mtc, Metacerebrum;
na, Nervus analis;
na_1—na_3, Seitennerven des Nervus analis;
nac, Nervus arteriae cerebralis;
nact, Nervus acusticus;
nad, Nervus arteriae pedalis anterior dexter;
napd, Nervus arteriae pedalis posterior dexter;
naps, Nervus arteriae pedalis posterior sinister;
nas, Nervus arteriae pedalis anterior sinister;
nat, Nervus aortae;
ncc, Nervus cutaneus cephalicus;
ncpd, Nervus cutaneus pedalis primus dexter;
$nepd_1$—$ncpd_7$, Seitennerven des letzteren;
ncpl, Nervus cutaneus pallialis;
ncps, Nervus cutaneus pedalis primus sinister;
$ncps_1$—$ncps_2$, Seitennerven des letzteren;
ncsd, Nervus cutaneus pedalis secundus dexter;
$ncsd_1$—$ncsd_{11}$, Seitennerven des letzteren;
ncss, Nervus cutaneus pedalis secundus sinister;
$ncss_1$—$ncss_8$, Seitennerven des letzteren;
nctd, Nervus cutaneus pedalis tertius dexter;
$nctd_1$—$nctd_2$, Seitennerven des letzteren;
ncts, Nervus cutaneus pedalis tertius sinister;
$ncts_1$—$ncts_2$, Seitennerven des letzteren;
nga, Nervus gastricus anterior;
nga_1, Seitennerv des letzteren;
ngp, Nervus gastricus posterior;

ngp$_1$, *ngp*$_2$, Seitennerven des letzteren;
ngs, Nervus glandulae salivalis;
ni, Nervus intestinalis;
ni$_1$—*ni*$_5$, Seitennerven des letzteren;
nle, Nervus labialis externus;
nle$_1$, Teilnerven des letzteren;
nli, Nervus labialis internus;
nlm, Nervus labialis medianus;
nmc, Nervus musculi columellaris;
nmc$_1$, Seitennerven des vorigen;
nmph, Nervus musculi retractoris pharyngealis;
nmph$_1$—*nmph*$_3$, Seitennerven des vorigen;
nn, Nervennetz der Fußsohle;
nol. Nervus olfactorius;
nop, Nervus opticus;
np$_1$, *np*$_2$, Nervi penis;
npd, Nervus pallialis dexter (externus und internus);
npde, Nervus pallialis dexter externus;
npdi, Nervus pallialis dexter internus;
npdi$_1$, Seitennerv des letzteren;
npe, Nervus peritentacularis externus;
npi, Nervus peritentacularis internus;
npl, Nervenplexus der Penis nerven;
npp, Nervus pharyngealis primus;
npp$_1$, Seitennerv des vorhergehenden;
nps, Nervus pallialis sinister;
nps$_1$—*nps*$_6$, Seitennerven desselben;
npt, Nervus pharyngealis tertius;
npt$_1$, *npt*$_2$, Seitennerven des vorigen;
Pc, Protocerebrum;
pcl, linkes, *pcr*, rechtes Parietalganglion;
pdc, Pedalganglion;
plg, Pleuralganglion;
ppc, Pleuropedalconnectiv;
st$_1$—*st*$_6$, Nervenstämme am Pedalganglion;
vc, Visceralganglion.

Erklärung der übrigen Abkürzungen.

a, Aorta;
a$_1$, linker Seitenast der Aorta;
ac, Arteria cerebralis;
ap$_1$, Fußarterie;
ap$_2$, erster Seitenast derselben;
atl, Atemloch;
au, Auge;
bdl, Boden der Lungenhöhle;
bm, Buccalmuskulatur;
dr, Darm;
e$_1$, Einkerbung zwischen Pleural- und Parietalganglien;
e$_2$, Einkerbung zwischen rechtem Parietal- und Visceralganglion;

eil, Eileiter;
eiw, Eiweißdrüse;
fd, fingerförmige Drüsen;
flg, Flagellum;
gar, Genitalarterie;
gew, Gewebe zwischen den Leberlappen;
hrl, Harnleiter;
i, Incisur am Pedalganglion;
kh, Körperhaut;
l_1 u. l_2, Längsgrenzen des inneren Pedalganglionteils;
le, Leber;
lps, Liebespfeilsack;
lv, Lungenvene;
m, Mantel;
ml, rechter Mantellappen am Atemloch;
nie, Niere;
p, Penis;
pe, Pericard;
qm, Quermuskulatur;
re, Receptaculum seminis;
rm, Retractormuskulatur;
rm_1, Mundretractor;
schl, Schlundkopf;
sdr, Speicheldrüse;
sg, Speichelgänge;
sl, Samenleiter;
stc, Statocyste;
t, Quergrenze des inneren Pedalganglionteils;
ta, äußerer Pedalganglionteil;
ti, innerer Pedalganglionteil;
tg, großer Tentakel;
tk, kleiner Tentakel;
tsch, Tentakelscheide des großen Tentakels;
v, vordere Vorwölbung am Pedelganglion;
v_2, hintere Vorwölbung am Pedalganglion;
vdf, Vas deferens;
v, Vulva;
zw, Zwitterdrüse.

Die Niere von Anodonta cellensis Schröt.

III. Teil. Die Nierentätigkeit.

Von

Wilhelm Fernau.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 50 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Vorbemerkungen.

Den Beschreibungen des morphologischen und histologischen Aufbaues der *Anodonta*-Niere mag eine Betrachtung der »Nierentätigkeit« folgen.

Es sollen dabei nicht allein die Lebenserscheinungen geschildert werden, die bei der Funktion des ganzen Organes zutage treten, also das, was man allgemein »Physiologie der Niere« nennt, sondern auch die Lebenserscheinungen in den Nierenzellen selbst, soweit sie durch die Veränderungen in deren sichtbar gröberen und feineren Bau während der verschiedenen Funktionsphasen zum Ausdruck kommen.

Für die Beschreibung solcher cytologischer Veränderungen hat Gurwitsch (1902) den Begriff der »Morphologie der Lebenstätigkeit eines lebenden Gebildes« geprägt und selbst die »Morphologie der Harnausscheidung« bei Vertebraten in eingehender Weise untersucht.

Demgemäß sind die folgenden Ausführungen über die »Nierentätigkeit« in zwei Kapitel eingeteilt, von denen das erste die »Physiologie der *Anodonta*-Niere« und das zweite die »Morphologie der Excretion« schildert.

Es muß jedoch von vornherein betont werden, daß meine Darstellung nur ein Versuch sein soll und keineswegs eine in allen Einzelheiten erschöpfende Beschreibung. Da in erster Linie das Studium der morphologischen Verhältnisse meine Aufgabe war, so fehlte es mir an der nötigen Zeit, um alle Fragen über die normalen Verhältnisse mit den hierfür notwendigen modernen Methoden zu untersuchen und die gewonnenen Resultate durch eine genügende Anzahl von experimentellen Beobachtungen zu unterstützen. Vornehmlich aber ist zu bemerken, daß die in der Literatur vorhandenen Angaben über die Physiologie des Organes sehr lückenhaft und zum Teil einander widersprechend sind, und daß ich für die Morphologie der Nierenzellentätigkeit, abgesehen von den Angaben Emeljanenkos (1910), lediglich auf die bei andern Tierklassen, namentlich den Vertebraten, gemachten Beobachtungen als Vergleichsobjekte angewiesen war.

1. Physiologie der Niere.

a. Einleitung.

Die Darstellung der Physiologie des Organes ist in folgender Weise gegliedert worden:

An Hand der Literaturangaben über die Resultate früherer chemisch-physiologischer Untersuchungen von Molluskennieren wurde fest-

zustellen versucht, welchen chemischen Charakter diejenigen Elemente tragen, die durch die Nierentätigkeit aus dem Organismus der Muschel ausgeschieden werden. Hieran anschließend wurden die Fragen erörtert, ob eine Wasserfiltration durch die Nierenzellen erfolge und ob diese Gebilde irgendwie die Rolle von Kondensatoren spielten.

Die so erhaltenen Ergebnisse wurden dann mit eignen Beobachtungen über die mikrophysikalische und mikrochemische Beschaffenheit der »Harnconcremente«, der im Nierenlumen befindlichen Flüssigkeit und dem aus den Ureteren ausgeschiedenen »Harn« verglichen.

Auf diese Art wurde versucht, ein Bild von der Funktion der *Anodonta*-Niere unter normalen Verhältnissen zu erhalten, das durch Injektionsversuche mit verschiedenen Farbstofflösungen einer Kritik unterworfen wurde.

b. Chemisch-physiologische Untersuchungen.

In der Einleitung zur Morphologie der Niere wurde erwähnt, daß man die lange Zeit strittig gewesene Frage nach der Funktion des »Bojanusschen Organes« in der Weise zu beantworten suchte, daß man durch den Nachweis von Harnstoff oder Harnsäure seine Nierennatur dartat.

Eine ausführliche Zusammenstellung der hierher gehörenden Beobachtungen findet sich bei Fürth (1903); neuer sind die allgemeinen Angaben über diesen Gegenstand bei Sanzo (1907), Emeljanenko (1910) und Pütter (1911).

Da es mir unmöglich war, an den angegebenen chemischen Untersuchungsmethoden eine Kritik zu üben, so mögen hier nur die Resultate, zu denen die Autoren gekommen sind, wiedergegeben sein. Wegen der speziellen Einzelheiten muß auf die zitierten Arbeiten verwiesen werden. — Ich halte mich im wesentlichen an die Darstellung von Fürth, S. 271—285, wo auch die näheren Literaturangaben zu finden sind.

Der Einfachheit halber erfolgt eine tabellenartige Zusammenstellung; nur die Befunde von *Anodonta* werden erläutert.

I. Muscheln.

a. Harnsäure in der Niere.

Nicht gefunden bei: *Pinna*: Rieke, Schlossberger, Kruckenberg (1880);
Mytilus: Marchal (1889);
Pectunculus: Voit;
Margaritana: Voit;
Anodonta: Griesbach, Keber;
für den »Inhalt der Vorhöhle«.

Gefunden bei: *Pectunculus*: BABO, SIEBOLD (1848);
Lutraria: RIEKE;
Mactra: RIEKE;
Eledone: LINDEMANN:
Eledone: LINDEMANN;
Anodonta: GRIFFITHS and FELLOWS (1885).
Sie erhielten durch Extraktion der Organe mit heißer Natronlauge und Zusatz von Salzsäure rhombische Kristalle, welche die Murexidreaktion gaben.

Über alle diese Untersuchungen gibt FÜRTH (S. 272) folgendes Urteil ab:

»Angesichts des Umstandes, daß LETELLIER (1887) sich in dankenswerter Weise der Mühe unterzogen hat, die BOJANUSschen Organe 20 verschiedener Muschelarten auf Harnsäure zu untersuchen ohne auch nur eine Spur davon zu finden, wird man schwerlich fehlgehen, wenn man die Angaben von GRIFFITHS sowie diejenigen der erwähnten älteren Autoren, die Harnsäure gefunden zu haben meinen, für irrtümlich ansieht.«

b. Guanin in der Niere.

Gefunden bei: *Anodonta*: GORUP-BESANEZ und WILL.

Doch sagt FÜRTH, »eine Bestätigung dieser Angabe hinsichtlich der Muscheln liegt nicht vor.

c. Harnstoff in der Niere.

Nicht gefunden bei: *Margaritana*: LACAZE-DUTHIERS, VOIT.

Gefunden bei: *Lutraria*: LACAZE-DUTHIERS;
Mactra: LACAZE-DUTHIERS;
Anodonta: GRIFFITHS and FELLOWS.
Der Alkohol-Extrakt der Organe löste sich nach dem Verdunsten des Alkohols in Wasser mit Oxalsäurezusatz. Nach einigem Stehen wurden lange prismatische Kristalle von oxalsaurem Harnstoff auf dem Objektträger erhalten.
Anodonta: LETELLIER (1887).
Die Nieren von 400 Tieren wurden mit Alkohol extrahiert. Der alkohollösliche Anteil des Extraktes wurde in Wasser aufgenommen, mit Baryt gefällt, Das Filtrat, nach Beseitigung des Barytüberschusses durch Kohlensäure eingeengt und durch Schwefelsäure getrocknet. «J'ai obtenu ainsi des cristaux, ayant l'aspect de l'urée et tels qu'on les trouve dessinés dans les atlas de ROBIN et de FUNKE. Avec l'acide azotique et l'acide oxalique ces cristaux m'ont donné des formes identiques à celle de l'azotate et de l'oxalate d'urée. Mais il m'a fallu choisir pour ces expériences les cristaux les plus nets, car ils sont en général souillés par des matières étrangères. Un de ces mêmes cristaux bien propre, mis sur une lame de platine, disparait quand on le chauffre sans laisser de trace bien sensible. Enfin par l'hypobromite de Sonde et de liqueur de

MILLONS on obtient avec ces cristaux un degagement d'azote.»

Mytilus: LETELLIER.

«J'ai en recours à deux réactions, qui ne laisseront, j'espère, aucun doute dans l'esprit de ceux, que ces question peuvent intéresser.»

Hierzu meint FÜRTH, S. 273:

»Gegenüber einer so apodiktischen Fassung muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß die von LETELLIER angeführten Elemente eine Entscheidung darüber, ob es sich wirklich um Harnstoff gehandelt habe, keineswegs zulassen.«

Anderseits glaubt wieder SANZO (1907), obwohl auch er die Resultate früherer Forscher »nicht über jeden Zweifel erhaben« ansieht, doch selbst bei den von ihm untersuchten marinen Formen einen Stoff gefunden zu haben, »der alle Reaktionen des Harnstoffes gibt und der mit Natriumhypobromit Stickstoff entwickelt.« »Als Hauptbildungsstätte dieser stickstoffhaltigen Substanz ist die Leber anzusehen, wie es auch für Harnstoff bekannt ist.«

d. Hippursäure in den KEBERschen Drüsen.

Gefunden bei *Cardium*: LETELLIER.

Dieser Forscher gründet auf diesen Befund die Theorie, die Urinfunktion verteile sich bei den acephalen Mollusken auf zwei Drüsen: das BOJANUSsche Organ eliminiere Wasser, Harnstoff und verschiedene neutrale stickstoffhaltige Substanzen und Phosphate.

Hingegen eliminiere das KEBERsche Organ die Säuren des Blutes; Hippursäure und Harnsäure.

Wieder ist FÜRTH andrer Meinung: (S. 277) indem er sagt: »Es ist wohl kaum nötig, darauf hinzuweisen, daß diese Theorie im ganzen wie im besonderen jeder positiven Grundlage entbehrt.«

e. Taurin in der Niere.

Gefunden bei: *Mytilus*: LETELLIER.

FÜRTH kritisiert diese Angabe in folgender Weise: «On ne doutera pas alors quils ne soient de la Taurine, meint LETELLIER in dem ihm eigentümlichen Optimismus.»

f. Kreatinin in der Niere.

Gefunden bei: *Mytilus*: LETTELLIER.

g. Tyrosin in der Niere.

Gefunden bei: *Mytilus*: LETELLIER.

Das zusammenfassende Urteil, welches FÜRTH über alle diese Untersuchungen und ihre Ergebnisse fällt, lautet folgendermaßen: »Wie sich aus dem Gesagten ergibt, ist trotz der mit anerkennenswertem Fleiße und mit großem Materialaufwand durchgeführten Untersuchung LETELLIERS die Frage, in welcher Form der Stickstoff aus dem Organismus der Muscheln durch die Nieren eliminiert wird, als eine offene zu betrachten.«

II. Schnecken.

Hier ist der Nachweis von Harnsäure in der Niere und den ausgeschiedenen Excreten durch zahlreiche ältere Forschungen — namentlich CUENOT — die auch FÜRTH anerkennt, und solche aus neuerer Zeit, sichergestellt. Ebenso die

Anwesenheit von Guanin und Xanthin, obwohl auch hier Fürth zweifelhaft ist.

Das Gleiche gilt für Harnstoff, den Marchal bei *Helix* gefunden zu haben glaubt, während Ewald und Kruckenberg (1883) und Goronowitsch bei dem gleichen Tier eine Mischung von Harnsäure und Guanin feststellten.

III. Cephalopoden.

Hier besteht neben der Ansicht mehrerer andrer Autoren auch nach der von Fürth bei *Sepia* und *Octopus* die Hauptmenge des Harnes »tatsächlich aus Harnsäure, beziehungsweise harnsauren Salzen. In neuerer Zeit fand Bauer (1909) im Harn von *Octopus*, zwar keinen Harnstoff, wohl aber Harnsäure und Spuren von Hypoxantin und Eiweiß.

In der Harnflüssigkeit von *Sepia* stellte Marchal (1889) Harnstoff nebst Spuren von harnsaurem Kalk fest. Beides »scheint« nach Fürths Meinung »zu fehlen«; das Vorkommen von Hypoxanthin bejaht dieser dagegen, verneint aber Kreatin, Kreatinin, Hippursäure und Taurin, doch glaubt er, daß verschiedene stickstoffhaltige kristallisierbare Säuren unbekannter Art und Eiweiß vorhanden seien.

»Im ganzen«, heißt es bei Fürth, S. 285, »ergibt der Vergleich der Harnausscheidung der Cephalopoden mit derjenigen der Wirbeltiere, daß bei ersteren die Verhältnisse der niedrigeren Entwicklungsstufe entsprechen. — Während bei den Säugetieren der weitaus größte Teil des Ammoniakstickstoffes vor der Ausscheidung durch die Nieren in Harnstoff umgeformt wird, und diese Organe im normalen Zustande keine Eiweißkörper in nennenswerter Menge den Durchtritt gestatten, sehen wir im Cephalopodenharn viel Stickstoff in Form von Ammoniak den Körper verlassen; der Harnstoff scheint zu fehlen und ist, wenigstens zum Teil, ebenso wie der bei den niederen Wirbeltieren, durch Harnsäure vertreten; endlich erscheint das normale Auftreten von Eiweiß im Harn als ein weiteres von vergleichend physiologischem Standpunkt beachtenswertes Moment.«

Ich möchte darauf hinweisen, daß gerade bei den Muscheln die angeführten chemischen Untersuchungen in der Weise durchgeführt wurden, daß als Material stets das ganze Organ einzelner oder sehr zahlreicher Tiere chemisch verarbeitet wurde. Also nicht die Nierenexcrete allein oder die Excretflüssigkeit, oder die Nierenzellen, sondern das gesamte Nierengewebe mit allen augenblicklich in ihm vorhandenen Blutbestandteilen und der gesamten Excretflüssigkeit der Pericardzellen und des Keberschen Organes, die ja durch den Nierentrichter in die Niere gelangt.

Der anatomische Bau der Muschelniere ließ eben eine Untersuchung des Blutes vor Eintritt in das Organ und nach dem Austritt aus demselben ebensowenig zu, wie eine genaue chemische Analyse eines größeren Quantums einer Excretflüssigkeit.

Griffiths and Fellows geben zwar an: "Further we have also examined chemically and microscopically the blood contained in the

Vena cava before it enters the Organ of BOJANUS and found urea and uric acid as a constituend of the fluid. After leaving the Vena cava, the blood passes into the Organ of BOJANUS and than to the branchiae. The blood in the branchiae contains neither uric acid or urea "

Doch FÜRTH entgegnet, diese Angabe »wird wohl von niemand, der auch nur einigermaßen mit physiologischen Arbeitsmethoden vertraut ist, ernst genommen werden«.

Die geschilderten Ergebnisse sind also nicht rein und die daraus gezogenen Schlüsse nicht berechtigt genug.

RANKIN, dessen Abhandlung vor dem Buche FÜRTHS erschienen ist, sagte zwar in Bezugnahme auf die Befunde bei GRIFFITHS and FELLOWS (S. 260): »Daß das BOJANUSsche Organ seiner Funktion nach eine Niere ist, kann kaum mehr bezweifelt werden.« Ebenso hält sich EMELJANENKO an die Ergebnisse dieser beiden englischen Forscher und an die LETELLIERS. Und ODHNER, der die neueste und eingehendste morphologische und phylogenetische Untersuchung über die ganze Gruppe der Lamellibranchiaten angestellt hat, sagt S. 292: »Anatomische Beobachtungen und besonders chemische Analysen der Excretionspartikeln haben endgültig festgestellt, daß das Organ eine Niere ist. Ihre Aufgabe besteht darin, die in dem Blute befindlichen schädlichen Stoffe wegzuschaffen.«

Wenn man daher alle diese zitierten Untersuchungen und Ergebnisse zusammenfaßt, so kann man doch wohl die Ansicht vertreten, daß einerseits bei den Cephalopoden und auch bei den Gastropoden der chemische Charakter derjenigen Elemente, die vermittels der Nephridien aus dem Körper ausgeschieden werden, ein derartiger ist, daß man diese Ausscheidungsorgane verglichen mit der Wirbeltierniere nicht allein nach ihrem morphologischen Bau, sondern eben auch nach dem chemischen Charakter ihrer Excrete ebenfalls als »Nieren« bezeichnen kann.

Anderseits muß ich mich in betreff der Muscheln wohl der Meinung FÜRTHS anschließen und sagen, »daß die Frage, in welcher Form der Stickstoff aus dem Organismus der Muscheln durch die Niere eliminiert wird,« noch nicht ganz geklärt ist. Immerhin kann man aber doch nach den schon vorliegenden Resultaten und nach den Befunden bei den nahe verwandten Gastropoden und Cephalopoden das Nephridialsystem der Lamellibranchiaten auch wohl im vergleichend chemisch-physiologischen Sinn als eine »Niere« bezeichnen, wenn auch die genaue chemische Zusammensetzung seiner Excremente noch nicht zur Genüge bekannt ist.

Ob etwa in den Nierenzellen von *Anodonta* ähnlich wie in der Vertebratenniere eine Kondensation des Harnes stattfindet, oder ob Kohlensäure gebildet wird, darüber geben die zitierten Untersuchungen keine Auskunft.

Über die Frage einer ebenfalls vielleicht vorhandenen Wasserfiltration haben wir auch nur die Bemerkung LETELLIERS: Das BOJANUSsche Organ von *Anodonta* «élimine l'eau en excès».

c. Harnuntersuchungen.

Es galt den flüssigen Inhalt der Nierenlumina und die in ihm enthaltenen größeren und kleineren festen Bestandteile zu untersuchen, insofern sie, Flüssigkeit und feste Excrete, die man zusammen wohl den »Harn« der Muschel nennen kann, unter normalen oder wenigstens diesen sehr ähnlichen künstlich dargebotenen Verhältnissen aus den Ureteren nach außen traten.

Diese Versuche sollten hauptsächlich dazu dienen, festzustellen, ob die »Harnconcremente« der Nierenzellen in das Nierenlumen abgeschieden würden und unter welchen begleitenden Umständen diese Excretion vor sich gehe. Daneben waren noch einige andre Fragen mehr nebensächlicher Natur zu beantworten.

α. Methoden.

Um den »Harn« möglichst rein zu erhalten, wurde er stets direkt dem Ureter entnommen und nur solche Auszüge berücksichtigt, bei denen die mikroskopische Untersuchung keine Ureter- und Nierenzellen erkennen ließ, so daß mit Sicherheit auf keinerlei künstliche Verletzung der betreffenden Epithelien geschlossen werden konnte.

Mit einer dünnen Kugelsonde wurde der Ureter erst vorsichtig geöffnet und dann eine feine Pipette nur wenig in die erweiterte Öffnung eingeführt und langsam eine kleine Menge Flüssigkeit abgesaugt. Weiter wurden mit einer Umstechungsnadel kleine rechtwinkelig gebogene Kanülen in die Ureteren verschiedener Tiere eingenäht, die Tiere dann so in fließendes Wasser gelegt, daß die freien Enden der Kanüle über die Oberfläche hervorragten, und am nächsten Morgen der Inhalt der »Katheter« untersucht. Manchmal traten nach Einführung der Kugelsonde von selbst kleinere oder größere gelblichweiße Ballen aus dem Ureter heraus; sie wurden als »Harnpakete« bezeichnet.

Sämtliche Untersuchungen geschahen an Tieren, die eben ihrem natürlichen Aufenthaltsort entnommen waren.

Die so erhaltenen flüssigen Auszüge wurden auf dem Deckgläschen über der Flamme getrocknet, die festen, mit bloßem Auge erkennbaren Bestandteile, namentlich die »Harnpakete«, in Alkohol oder ZENKERscher Flüssigkeit konserviert und dann geschnitten. Gefärbt wurden die Präparate mit Eisenhämatoxylin, Hämatoxylin-Eosin, Thionin, Glychhämalaun, Mucicarminsäure und Safranin.

β. Ergebnisse.

Die mikroskopische Betrachtung der gewonnenen Harnflüssigkeit ergab folgendes:

Es fanden sich Harnconcremente in den unregelmäßigen Formen, die sie auch in den Nierenzellen haben, von der Größe eines Nucleolus bis zu mehrfacher Kerngröße, einzeln und in größeren Ansammlungen. Ihre Farbe war die gleiche wie in den früher besprochenen histologischen Präparaten der Nierenzellen: hellgelb bis dunkelgelb, wenn keine Färbung vorgenommen war oder nach einer Behandlung mit Hämatoxylin-Eosin oder mit Mucicarminsäure, bräunlich bei einer Tinktion mit Safranin, und dunkelbraun bei Anwendung von Eisenhämatoxylin.

Manchmal waren die einzelnen Concremente zu Konglomeraten teils fester zusammengefügt, teils lose aneinandergelegt. Diese Concrementballen erreichten einen Umfang, der dem von 10—20 Nierenzellen entsprochen hätte.

Ferner konnte ich homogenere, regelmäßige gelbe Tafeln bemerken, die ebenfalls eine Nierenzelle an Größe übertrafen.

Weiterhin war zuweilen eine größere Anzahl von Harnconcrementen in ein loses Gerüst oder in eine gerinnselartige Masse verfilzt, beide von indifferenter Färbung, oder es lagen zahlreiche kleinere Harnconcremente zusammen in eine weißliche Masse eingebettet. Diese Substanz färbte sich nach Alkoholkonservierung mit Thionin grünlichblau, mit Mucicarmin schwachrosa, mit Glychhämalaun bläulich und mit Hämatoxylin-Eosin rosa.

Endlich fanden sich noch größere Haufen schwarzer Flocken.

Am merkwürdigsten war in Präparaten, die einer Alkoholbehandlung unterworfen waren, das Auftreten von kleinen, zellkerngroßen, stark lichtbrechenden Körnchen, die eine gelbliche bis weiße Farbe und eine unregelmäßige bis deutlich würfelförmige Gestalt besaßen. Sie waren stets außerordentlich zahlreich und lagen mitten unter den gelblichen Harnconcrementen, von denen sie manchmal kaum durch Größe, Form und Farbe zu unterscheiden waren.

War das Deckgläschen mit Hämatoxylin-Eosin behandelt, so hatten sie einen rötlichblauen Ton angenommen.

Hervorzuheben ist noch, daß in denjenigen schlechten Ausstrichpräparaten, in welchen sich Zellen vom verletzten Ureter und Nierenepithel vorfanden, sehr häufig ebenfalls hellgelbe würfelförmige Gebilde in den Nierenzellen selbst zu erkennen waren.

Die Schnittpräparate durch die von mir als »Harnpakete« bezeichneten Excretballen, die einige Zeit nach dem Sondieren des Ureters von selbst aus diesem hervorkamen, ergaben in bezug auf die Harnconcremente ganz ähnliche Befunde.

In eine mehr oder weniger homogene Grundsubstanz eingebettet, zeigten sie dieselben Größen-, Farb- und Formverhältnisse wie diejenigen in den flüssigen Ureterauszügen Mehrere Einzelconcremente waren manchmal zu körneligen oder ballenförmigen Konglomeraten zusammengefügt.

Auch hier waren an manchen Stellen kleine, würfelförmige, hellgelbe Elemente zu bemerken, ebenso ziemlich homogene regelmäßig und unregelmäßig geformte größere Tafeln von der gleichen Farbe.

Die Grundsubstanz, in welcher die eben geschilderten Harnconcremente lagerten, zeigte einen wabenförmigen Aufbau, aus größeren und kleineren Maschen von meist ovaler Form, die selbst wieder öfters von einer Reihe paralleler Querwände durchzogen wurden. — Mit Hämatoxylin-Eosin färbte sich diese Substanz rosa bis purpurn, mit Eisenhämatoxylin schwarz, mit Safranin und Mucicarmin dunkelrosa bis purpurn, mit Thionin dunkel- bis hellblau, mit Glychhämalaun blaugrün.

Außer den Harnconcrementen, die größtenteils in den Balken dieses Wabenwerkes lagen, fanden sich in den eigentlichen Maschen sehr oft Ansammlungen von flockenartigen Gebilden kleinkörneliger Natur. Dieses Flockengerinsel nahm nach einer Schnittbehandlung mit Hämatoyxlin-Eosin einen blauen bis tief dunkelblauen Ton an, mit Thionin und Glychhämalaun färbte es sich hellblau.

Wie schon eingangs erwähnt, kamen bei diesen Untersuchungen nur solche Auszüge zur Beachtung, die allem Anschein nach Excretflüssigkeit der Niere in reiner und normaler Zusammensetzung darstellten. Wenn wir daher in ihr als einen Hauptbestandteil diejenigen Elemente wiederfinden, die wir in den Nierenzellen als Harnconcremente bezeichnet haben, so läßt dieser Befund mit einiger Sicherheit den Schluß zu, daß diese Concremente normalerweise von jenen Zellen ausgeschieden werden.

Aus den angeführten Ergebnissen geht weiter hervor, daß die Harnconcremente in der Excretflüssigkeit und in den Harnpaketen dieselbe Form und Farbe haben wie die in den Nierenzellen. Sie erleiden also beim Übergang von diesen Zellen ins Nierenlumen keine Veränderungen. Nur scheinen sich größere Konglomerate in den Nierenzellen, die zum Teil schon den Eindruck einer Einheit machten, beim Austritt wieder in ihre Einzelbestandteile aufzulösen, die einzelnen Concremente aber anderseits sich wieder zu neuen, 10—20 Zellen großen Anhäufungen zusammenzulagern.

Ob die Harnconcremente nach längerem Aufenthalt im Nierenlumen sich vielleicht auflösen und nachher beim Trocknen der Ausstrichpräparate in jene hellgelben Würfel auskristallisieren, möchte ich nicht entscheiden. Ebensowenig die Frage, ob jene Würfel ohne Zusammenhang mit den Harnconcrementen irgendwelche Salzkristalle darstellen.

Jedenfalls scheint eine Ausscheidung der Harnconcremente in der Art, daß dieselben sich in der Nierenzelle erst verflüssigen und dann im flüssigen Zustand ins Nierenlumen übergehen, nicht vorzukommen. Zum mindestens ist sie durch diese Harnuntersuchungen nicht nachweisbar.

Weiter ist ein Zusammenhang zwischen den Harnconcrementen, den hellgelben Würfeln und den homogenen Tafeln vielleicht vorhanden, aber auch nicht zu beweisen.

Die gerinnselartigen Massen in dem flüssigen Harn sind nach ihren Farbereaktionen wohl mit der Grundsubstanz der Harnpakete zu homologisieren. Es scheint sich hier um irgendwelche Eiweißverbindungen zu handeln, die wahrscheinlich Plasmaresten von abgestorbenen Nierenzellen und ausgeschiedenen Blutkörperchen entstammen.

Die in den Maschen dieser Substanz vorgefundenen körneligen Flocken kann man ihrer Tingierbarkeit nach wohl als Schleim ansprechen. Derselbe könnte sowohl aus den Schleimzellen des Ureters, wie aus denen der Nierentrichter ausgeschieden sein.

Somit haben wir das Hauptresultat dieser Harnuntersuchungen wohl in der Tatsache der Ausscheidung der Harnconcremente durch die Nierenzellen zu sehen und in der Art und Weise, in der dieser Prozeß vor sich geht. Die Concremente werden nicht aufgelöst, nur vorhandene Conglomerate können in ihre Einzelbestandteile zerfallen. Im Nierenlumen bilden sich dann wieder neue, größere

Ansammlungen, die mit der Flüssigkeit des Lumens nach außen gelangen, oder sich mit andern Bestandteilen derselben (Eiweiß, Schleim) zu sogenannten Harnpaketen zusammenschließen.

Ob die das Nierenlumen anfüllende Flüssigkeit ein Filtrat der Nierenzellen ist oder mit der Secretion der Pericardzellen und des KEBERschen Organes zusammenhängt, kann ich nicht entscheiden. Überhaupt ließen sich irgendwelche speziell als Ausscheidungsprodukte der Pericardialdrüsen zu bezeichnende Elemente nicht feststellen. Trotzdem macht es die Richtung der Flimmerbewegung in den Nierentrichtern und die ganze Excretströmung in der Niere zur Gewißheit, daß das Lumen dieses Organes auch dem Transport der Pericardialexcrete dient.

Die von früheren Forschern angenommene Funktion der Wasseraufnahme durch die Niere, ist schon durch die Arbeit RANKINS als irrig erkannt worden.

d. Die Ausscheidung von Farbstoffen durch die Niere.

α. Angaben in der Literatur.

Analog den bei andern Tierklassen, vornehmlich den Vertebraten, gemachten Experimenten, zu der Erkenntnis von der Ausscheidungsfunktion eines Organes dadurch zu gelangen, daß man den Weg verfolgte, den eine in den Körper des Tieres eingespritzte Farbstofflösung einschlug, sind von mehreren Forschern auch bei Mollusken und speziell bei *Anodonta* ähnliche Versuche unternommen worden. — Es sollen von diesen Beobachtungen hier nur die rein physiologischen Ergebnisse Verwendung finden, die cytologischen Befunde werden an späterer Stelle herangezogen werden.

Vorher muß jedoch auf eine Kritik aufmerksam gemacht werden, die in neuerer Zeit PÜTTER (1911) an derartigen Ausscheidungsuntersuchungen von Farbstoffen ausübte: Es heißt da S. 340—341:

»Wenn man eine Vorstellung von der Entwicklung eigner Excretionsorgane gewinnen will, so muß man sich zunächst darüber klar sein, daß die einzelnen Stoffe, die aus dem Körper eliminiert werden müssen, ganz verschiedene Wege einschlagen müssen.«

»Bei diesen vielfachen Möglichkeiten der Ausscheidungswege wird man besondere Methoden anwenden müssen, um im Einzelfalle zu sagen, welcher eingeschlagen wird, und wird anderseits aus dem Nachweis, daß ein bestimmter Stoff einen nachweisbaren Weg geht, nicht für alle ausscheidbaren Stoffe denselben Weg annehmen dürfen.«

»Dementsprechend ist große Umsicht zur Interpretation der Befunde nötig, die man erhält, wenn man — wie dies häufig geschehen — die Wege der normalen Ausscheidung dadurch zu ermitteln sucht, daß man dem Objekt Stoffe einverleibt, die nicht zerstört werden und einen mikroskopischen Nachweis ihres Verbleibs leicht ermöglichen.«

»Möglich ist es natürlich, daß z. B. Indigcarmin bei irgendeinem Tier dieselben Wege einschlägt, wie normale Excrete, so wie es ja in den Hauptstücken der Säugetierniere der Fall ist, . . . aber zu beweisen ist die excretorische Funktion durch solche Versuche nicht.«

Dieser Meinung stehen sehr viele andre Ansichten gegenüber, die nach näheren Untersuchungen über die chemische Beschaffenheit verschiedener Zellarten und deren einzelner Bestandteile diese in Beziehung brachten zu dem chemischen Charakter mannigfacher Farbstoffe. Es kann hier auf diese Betrachtungen, die zu sehr ins Gebiet der physiologischen Chemie führen, nicht näher eingegangen werden; ich verweise auf M. Heidenhain (1907) »Theorie der Vitalfärbung« und auf die Untersuchungen von Gurwitsch (1902).

Hier sollen ohne weitere Kritik die Ergebnisse geschildert werden, die frühere Forscher nach Farbstoffinjektionen in den Körper der Muschel gefunden haben und daran anschließend meine eignen Versuche nach den gleichen Methoden und deren Resultate besprochen werden.

Die ersten derartigen Untersuchungen wurden von Alex. Kowalevsky (1889) ausgeführt, der verschiedenen Mollusken ein Gemisch von karminsaurem Ammoniak und Indigocarmin injizierte. Er fand, daß diese Injektionsmasse im Körper verschiedener Lamellibranchiaten (*Pecten, Cardium, Venus, Tellina, Unio, Anodonta*) in ihre beiden Bestandteile gespalten wurde. Das Indigocarmin ward in den eigentlichen Nieren abgeschieden und zwar in der Form kleiner, blauer Kristalle, die zusammen mit den Harnconcrementen in den Vacuolen der Nierenzellen lagen. Dieselben Kristalle fand er im Lumen der Niere und der Ureteren wieder. Dagegen lagerte sich das Ammoniakcarmin in kleinen roten Körnchen in den Zellen der Pericardialdrüsen ab. Wurde den Tieren eine blaue Lakmustinktur eingespritzt, so färbten sich dieselben Körnchen der Pericardialdrüsenzellen rot; nach Zusatz von Ammoniak, Kali- oder Natronlauge wurden die Zellen tiefblau. »Damit wird bewiesen, daß die Ablagerungen in der Pericardialdrüse eine sauere Reaktion haben.«

Speziell über *Anodonta* sagt er: »Führt man in den Körper von *Anodonta* Lakmus ein, so muß man 3—4 Tage warten, bis ihre große Pericardialdrüse anfangs gelblich und später rötlich wird. Die Prüfung mit Alkalien beweist, daß diese Färbung von rotem bzw. saurem Lakmus abhängt.«

Das Gesamtergebnis seiner bei Mollusken angestellten Versuche faßt Kowalevsky in die Worte zusammen: » daß das Indigocarmin von denselben Elementen abgeschieden wird, welche auch die Harnsalze abscheiden, beweisen be-

sonders die Mollusken, da wir hier die Ablagerungen des Indigocarmins nicht nur in derselben Nierenzelle, sondern namentlich in derselben Vacuole der Zelle vor sich gehen sehen — beide Ausscheidungsprodukte, bzw. Harnconcremente und Indigocarmin finden sich in derselben Vacuole der Zellen.«

»Dieser Befund ist für uns in der Beziehung wichtig, als wir bei unsern Untersuchungen die Organe, welche das Indigocarmin ausscheiden, als solche Organe ansehen können, welche die Urate überhaupt ausscheiden und in die Kategorie der echten harnabsondernden Organe gestellt werden können; diese Organe haben auch immer eine alkalische Reaktion.«

»Somit haben wir bei den Mollusken die Organe, welche die Rolle der MALPIGHIschen Körperchen und der Tubuli contorti der Wirbeltiernieren erfüllen.«

Die gleichen Versuche hat neuerdings EMELJANENKO bei *Anodonta* angestellt. Er setzte die Tiere in eine wässerige Lösung von Indigocarmin (1 : 2000) oder er injizierte ihnen 0,5 ccm bis 1 ccm $1^{0}/_{0}$ige wässerige Lithioncarminlösung in den Fuß. In beiden Fällen nahmen zunächst die Kiemen, dann der Mantel, der Fuß und die Leber eine hellgrüne Färbung an; nach 2 Tagen auch die Niere. Am 5. Tage wurden die jetzt vollkommen und sehr stark gefärbten Tiere in reines, fließendes Wasser überführt, worauf die genannten Organe innerhalb weiterer 8 Tage in umgekehrter Reihenfolge langsam wieder farblos wurden.

Hatte das ganze Tier seine natürliche Farbe wieder erhalten, so wurde die Niere in absolutem Alkohol fixiert. Hierbei konnte stets eine Ablagerung der zur Verwendung gekommenen Farbstoffe in die innere Perlmutterschicht beobachtet werden.

Die mikroskopische Untersuchung des Nierengewebes ergab die Ablagerung von Farbstoffkristallen in bestimmten Vacuolen der Nierenzellen. Ferner beobachtete EMELJANENKO (S. 249): »in dem Kanal, welcher sich zwischen den Falten des BOJANUSschen Organes befand, immer an der Peripherie der Zellen des Organs eine Anhäufung von Indigokristallen und neben ihnen auch einzelne zerstörte Epithelzellen.« (S. 250): »Indigo wurde außer in den Vacuolen und Kanälen des BOJANUSschen Organes noch auf der Oberfläche der Zellen in Häufchen und seltener in einzelnen Kristallen ausgeschieden.«

Auf Grund dieser Farbstoffausscheidungen hält EMELJANENKO »eine vollkommene Ähnlichkeit der Epitheltätigkeit des BOJANUSschen Organes und der Wirbeltierniere« für festgestellt.

Er macht dann noch weitere Angaben: (S. 248) »Der Charakter der Vacuolisation der Nierenzellen hängt bei den Mollusken vor allem von der Jahreszeit ab; im Winter, wenn die Tätigkeit des Organismus bis auf ein Minimum sinkt, fehlt die Vacuolisation gänzlich, und obwohl eine Ausscheidung von Farbstoff in den Zellen des BOJANUSschen Organs beobachtet wird, so ist dieselbe doch sehr gering. Im Sommer aber, wenn die Tätigkeit des Organismus bis auf ein Maximum steigt, ist die Vacuolisation ebenso wie die Farbstoffausscheidung (Indigo und Carmin) scharf ausgeprägt. Indigo wird stärker bei *Anodonta* und schwächer bei *Helix* abgelagert, Carmin aber umgekehrt.

Individualität und Alter spielen hierbei auch eine Rolle, was mir an einer großen Reihe von Präparaten unzweifelhaft festzustellen gelang. Je jünger der Organismus, je weniger die Entwicklung des BOJANUSschen Organs vorgeschritten, desto schwächer ist die Ausscheidung des Farbstoffes und desto weniger Vacuolen sind in den Zellen des BOJANUSschen Organes vorhanden.«

β. Eigne Untersuchungen.

An einer großen Reihe von Tieren habe ich nun versucht, diese Ergebnisse Kowalevskis und Emeljanenkos nachzuprüfen.

Die Muscheln wurden einmal im November und einmal im Juni aus ihrem Teich mit der Hand gefangen und ihnen sofort 2 ccm wässerige Indigoarminlösung oder wasserlösliches Anilinblau mit desinfizierter Spritze in die Muskelhaube des Fußes eingespritzt. Sodann kamen die gezeichneten Tiere in einen großen Holzkasten, dessen Boden mit einer dicken Schlammschicht bedeckt war. Der Kasten wurde mit einem Drahtgazedeckel versehen und auf den Boden des Teiches versenkt. Somit hielten sich die Muscheln während der ganzen Dauer des Versuches in ihren gewohnten, durch nichts geänderten Lebensbedingungen auf.

Nach 2, 6, 10, 24 Stunden, 2, 3, 6, 10 Tagen und nach 2, 4, 6 Wochen wurde ein Exemplar von jeder »Farbstoffgruppe« aus dem Kasten genommen und seine Niere unter den gleichen Vorsichtsmaßregeln wie es früher mit den zu histologischen Zwecken konservierten Organen geschah, fixiert. Als Fixierungsflüssigkeiten dienten Alkohol, Formol, Zenkersche und Flemmingsche Lösung.

Es konnte auf diese Weise zunächst festgestellt werden, daß eine allmähliche, bläuliche Färbung der Muschel auftrat, die bei den Kiemen anfing und langsam auf den ganzen Körper übergriff, um nach einigen Tagen wieder vollständig zu verschwinden, — in ähnlicher Art, wie dies Emeljanenko beschreibt. Auch die Ablagerung der Farbstoffe in die Perlmutterschicht der Schale konnte ich beobachten, wenn auch nur in geringem Maße.

Die makroskopische Untersuchung ergab eine Ansammlung des Farbstoffes in der Leber und in der Niere. Durch die mikroskopische Betrachtung der letzteren konnten schon wenige Stunden nach erfolgter Injektion große Farbstoffmengen im Sinus venosus und mit Farbstoffpartikeln beladenen Leucocyten in den Lacunen der Nierenfalten festgestellt werden.

Diese Erscheinung nahm mit der Länge des Zeitraumes zwischen Injektion und Konservierung zu. Es fanden sich auch schon nach wenigen Tagen farbbeladene Blutkörperchen im Nierenepithel, ebenso hatten zu gleicher Zeit schon vereinzelte Nierenzellen Farbstoffe gespeichert, auch im Nierenlumen wurden sie gefunden. Die größte Anzahl dieser Befunde erhielt ich allerdings erst bei Nieren, die mehr als 2 Wochen nach der Injektion fixiert waren.

Genauere zeitliche Angaben über die Stärke der Farbstoffausscheidung durch die Niere kann ich aber nicht machen, — auch war der ganze Vorgang quantitativ im Verhältnis zu der großen Menge der injizierten Flüssigkeit nicht sehr stark zu nennen. Es kam mir ja vor allem auch nur darauf an, nachzuweisen, daß überhaupt eine Ausscheidung der in den Organismus eingeführten Farbstoffe durch die Niere erfolgte, und durch gute Konservierungsmethoden gute histologische Bilder zu erhalten, um die cytologischen Befunde KOWALEVSKIS' und EMELJANENKOS nachprüfen zu können.

Diese Tatsache, daß die Niere von *Anodonta* die in den Fuß eingespritzten Farbstoffe, Indigocarmin und Anilinblau, durch ihre Nierenzellen und vermittels das Nierenepithel durchwandernder Blutkörperchen ausscheidet, steht fest.

Auf die näheren cytologischen Verhältnisse komme ich später zurück.

Außer diesen Farbstoffinjektionen wurden noch Fütterungen mit einem Gemisch von Carmin und Grießmehl unternommen. Auch hier fand ich vereinzelte mit Carminkörnchen beladene Blutkörperchen in den Lacunen der Nierenfalten.

Es hat nach den hier niedergelegten Befunden also den Anschein, als wenn die Farbstoffe, die doch sofort nach ihrer Einführung in den Fuß durch die dort gelegenen Blutlacunen in den Blutkreislauf der *Anodonta* eintreten, zunächst den Sinus venosus und wohl auch die Lacunen der Nierenfalten passieren, ohne sofort durch die Nierenzellen oder irgendwelche Blutkörperchen aus der Blutflüssigkeit eliminiert zu werden. Dieser Vorgang scheint nur sehr langsam und ganz allmählich zu erfolgen.

Es ist natürlich fraglich, ob man hieraus den Schluß ziehen kann, daß auch die Aufnahme derjenigen Stoffwechselprodukte aus dem Blut, die für den Lebensprozeß der Muschel unbrauchbar sind, und ihre Ausscheidung ins Nierenlumen durch Nierenzellen oder durch Blutkörperchen in derselben langsamen Art und Weise vor sich geht.

CUÉNOT (1899), auf dessen Farbstoffversuche wir später noch zurückkommen, gibt an, (S. 71), daß erst 130—140 Tage nach der Carmininjektion die Farbstoffe anfingen, aus den Zellen zu verschwinden. Diese Tatsache mag vielleicht durch die Gefangenschaft, in der die Tiere während diese Zeit lebten, etwas von den natürlichen Verhältnissen abweichen, immerhin spräche auch sie für einen außerordentlich langsamen Prozeß der Nierentätigkeit bei *Anodonta*.

2. Morphologie der Excretion.

Es sollen in diesem Abschnitt, wie schon in den »Vorbemerkungen« zur Beschreibung der Nierentätigkeit angedeutet, die Veränderungen im cytologischen Aufbau der excretorisch tätigen Zellen geschildert werden, die der Prozeß der Excretion bei ihnen hervorruft.

Als solche excretorisch tätigen Elemente haben wir im Vorhergehenden einerseits die Nierenzellen, d. h. die Epithelzellen von Nierensack, Nierenschleife und Nierengang erkannt, anderseits ist auch bereits mehrfach darauf hingewiesen worden, daß an vielen Stellen des gesamten Nierenepithels zwischen dessen Zellen excretbeladene Blutkörperchen anzutreffen sind. Im Folgenden wird gezeigt werden, daß diese letzteren nicht ständig hier lagern, sondern daß sie von den Blutlacunen her durch das Epithel ins Nierenlumen hinauswandern und so die unbrauchbaren Produkte des Stoffwechsels, die sie mit sich führen, nach außen schaffen.

Demzufolge wird die Untersuchung über die Morphologie der Excretion bei *Anodonta* in der Weise durchgeführt werden, daß wir zunächst die Lebenstätigkeit der Nierenzellen und dann die der excretorisch tätigen Lymphocyten (Excretophoren) betrachten, soweit sie bei beiden in der Veränderung ihrer Zellstruktur zum Ausdruck kommt. — Und zwar wird in beiden Fällen sowohl eine Beobachtung der normalen Verhältnisse angestellt werden, wie auch eine Betrachtung künstlicher, durch Farbstoffinjektion geschaffener Bedingungen.

Es mag noch weiter gleich im Voraus bemerkt werden, daß ich mich nicht mit einer Beurteilung und Untersuchung der bei der Excretaufnahme und Excretabgabe durch die beiden geschilderten Zellarten vorhandenen Fragen physikalisch-chemischer Natur befassen konnte. Es wird stets nur geschildert werden, was morphologisch sichtbar vorhanden ist, nie, durch welche chemische oder physikalische Gesetze die erkennbaren Vorgänge zu erklären sind.

a. Excretion durch die Nierenzellen.

In der histologischen Beschreibung der Niere ist die Cytologie der Nierenzellen klargelegt worden; aus den physiologischen Betrachtungen ging hervor, daß jene Zellen, die in ihnen lagernden Harnconcremente durch einen excretorischen Prozeß ausscheiden, wobei die Concremente selbst anscheinend keine, oder doch nur wenige Umänderungen erleiden. Weiter nahmen die Nierenzellen Farbstoffe, die in den Fuß der Muschel eingespritzt und so in den Blutkreislauf des

Tieres gelangt waren, aus der Blutflüssigkeit auf und gaben sie nach einiger Zeit an das Nierenlumen wieder ab.

Diese beiden Vorgänge sollen jetzt in eingehender Weise näher betrachtet werden, wobei ich ausdrücklich betonen möchte, daß meine Untersuchungen keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit machen. Ich konnte ja nur versuchen, aus meinem Schnittmaterial alle typischen Bilder von gut konservierten Nierenzellen, die ich im Verlaufe meiner Arbeit zu Gesicht bekam, herauszuwählen und sie nach ihrer mehr oder weniger ähnlichen Struktur in eine Reihe einzugliedern. Ob diese so erhaltene Bilderfolge nun tatsächlich in allen Einzelheiten den wirklichen Lebensprozeß einer solchen Nierenzelle darstellt, diese Frage könnte natürlich nur das Experiment entscheiden. Es kann jedoch diese Lösung nur Gegenstand einer besonderen und sehr ausgedehnten Spezialuntersuchung sein.

Zunächst folgt nun eine Literaturübersicht. — Es ist versucht worden, alle erreichbaren Arbeiten über Nierenzellen jeglicher Tierart daraufhin durchzusehen, ob sich irgendwo und irgendwie denen in der Niere von *Anodonta* homologe Verhältnisse bieten. Desgleichen sind an Hand der Zusammenstellungen von Heidenhain (1907) alle Abhandlungen über Veränderungen in der Zellstruktur während des Secretionsprozesses aller Arten von Drüsenzellen auf die gleichen Ähnlichkeiten hin durchgelesen worden. Aus diesen Literaturangaben wird zuerst nur das Allgemeine zitiert, Einzelheiten folgen später.

α. Literaturübersicht.

Von den für die Vorgänge bei *Anodonta* wichtigen Literaturbefunden sollen zunächst diejenigen besprochen werden, bei denen nicht ausdrücklich hervorgehoben wird, daß irgendwelche Granula in den betreffenden Zellen vorhanden sind, die bei dem Secretionsprozeß vielleicht eine Rolle spielen. Derartige Angaben folgen an zweiter Stelle; weiter werden dann solche Untersuchungen zitiert, in denen die Granula als Plastosomen bezeichnet werden und schließlich alle diejenigen Befunde, die schon über die Morphologie der Excretion speziell bei *Anodonta* vorliegen.

Die Angaben der ersten Art beziehen sich meistens auf die Art und Weise, wie fertige gebildete Excrete einer Nierenzelle aus diesem Zellkörper herausgeschafft werden. — Nicolas (1891), van der Stricht (1891/92) und Henschen (1904) beschreiben bei Vertebraten helle Vacuolen im distalen Teil der Nierenzellen, die größer werden und nach außen treten, wobei der Bürstensaum ganz oder teilweise zugrunde geht. Tribondeau (1902) und Metzner (1906) fanden, daß sich bei der gleichen Tierklasse feine Tröpfchen zwischen den Bürstenhärchen hindurchpressen.

Das Vorwölben und Abschnüren ganzer secreterfüllter Zellkuppen wird meist als Reagentienwirkung angesehen.

Bei der Blindschleiche und bei *Helix* kommt es nach der Meinung von SCHOPPE (1897) zu einem Austreten geformter Elemente aus der Nierenzelle, wobei auch ein Teil des Protoplasmas verloren geht. Nach KRAHELSKA (1910) variiert die Excretionsform bei diesem Tier »je nach der Natur, Konsistenz und Menge der Ausscheidungsprodukte. Die tröpfchenförmige, bläschenförmige (vesiculäre) und defekative (vacuoläre) Ausscheidungsform können sich sukzessiv bei einer und derselben Nephrocyte folgen.«

»Eine Abstoßung ganzer Zellen«, die auch für sehr viele andre Tiere angegeben wurde, ist nach der Ansicht von KRAHELSKA bei *Helix* »auf degenerative Prozesse zurückzuführen«. Der gleichen Meinung sind SCHOPPE und BIAL (1890).

Die Bildung der Harnconcremente von *Helix* erfolgt nach BIAL in der Weise, daß durch Umwandlung eines Teiles des Nierenzellenplasmas eine organische Grundsubstanz entsteht, auf der dann die Guaninconcremente abgelagert werden.

MECKEL (Nr. 38) glaubte, daß sich im gleichen Fall zuerst im Plasma einige Körnchen ausscheiden und sich dann ein Secretbläschen bildet, welches wächst und sich immer mehr mit Harnbestandteilen füllt. Demgegenüber meinte BIAL durch Untersuchungen an Schnecken, die entweder sehr viel oder lange Zeit hindurch gar kein Wasser aufgenommen hatten, bewiesen zu haben, daß derartige Vacuolen unabhängig von der Ablagerung fester Bestandteile allein durch Wasserabscheidnug im Lumen der Zelle entstehen.

Ähnliche Vacuolen sind auch noch in den Nierenzellen andrer Mollusken beobachtet worden, desgleichen bei Vertebraten.

KRAHELSKA beschreibt bei *Helix* eine Umwandlung hämatophiler Körnchen in strukturlose und kristallinische Harnkügelchen. Basal in der betreffenden Nierenzelle treten »primäre Excretkörnchen« auf, natürlich gelb gefärbte und farblose hämatophile. Während die ersteren aufgelöst und umgearbeitet werden, gelangen die zweiten ohne Veränderungen zu erleiden in die sogenannte »terminale Vacuole« der Zelle. Hier verschmelzen sie zu den strukturlosen Harnkörperchen, die sich allmählich weiter in die kristallinischen Harnkügelchen umzuwandeln scheinen »indem sich um das central liegende hämatophile Körperchen Schichten einer durchsichtigen oder gelben, stark lichtbrechenden Substanz konzentrisch anlagern.«

In seiner sehr ausführlichen Betrachtung über die Secretgranula der Drüsenzellen kommt M. HEIDENHAIN (1907) schließlich dazu, ganz allgemein zu sagen (S. 383): »Es sind also zwei Perioden voneinander zu unterscheiden, eine erste, in welcher das Granulum durch eigne Tätigkeit wächst, und eine zweite, in welcher das Leben des Granulums allmählich erlischt und seine körperliche Masse in secretfähiges Material umgewandelt wird.«

Aus den zahlreichen Einzeluntersuchungen dieses Forschers werden mehrere Befunde noch an späterer Stelle angeführt werden. Inbetreff der Nierenzelle der Vertebraten ist er der Meinung, daß diese »keineswegs eine 'Granuladrüse' ist« (S. 1024). »Denn die Kondensation der harnfähigen Substanz in der Wirbeltierniere ist sicherlich vorwiegend keine Granulafunktion. Die vorkommenden Granula gehen normalerweise gewiß nicht in den Harn über, da letzterer eiweißfrei ist.«

Diese Kondensation der harnfähigen Substanzen besorgen nach der Ansicht von HEIDENHAIN die von GURWITSCH (1902) und METZNER (1906) beschriebenen

Vacuolen, »welche in erster Linie in der supranucleären Region, in zweiter Linie auch in andern Teilen des Zellkörpers interstitiell auftreten.«

Die basal gelegenen »Stäbchen« der Vertebratennierenzellen bringt HEIDENHAIN mit der Wasserabsonderung in Zusammenhang.

Was jedoch die Verhältnisse in den Nierenzellen andrer Tiere anbelangt, so meint er: »Ob abgesehen von den Vacuolen, allgemein oder auch nur gelegentlich in gewissen Tierklassen granulaartige, plasmatische Organellen vorkommen, welche gewissermaßen interkurrent harnfähige Substanzen binden und speichern — siehe z. B. die granulareichen Epithelzellen in gewissen Abschnitten der Niere der Salamanderlarve (MEVES), welche sich nach meiner Wahrnehmung leicht in sehr schöner Weise färben lassen — dies ist meines Erachtens eine Spezialfrage.«

Auch hierauf wird an späterer Stelle noch ausführlicher eingegangen werden.

Schon in der histologischen Beschreibung der Niere ist dargetan worden, daß die neuere Forschung bestimmte im Zellplasma auftretende Elemente mit dem Namen Plastosomen bezeichnet. Daselbst sind auch die genauen Definitionen wiedergegeben, durch welche jene specifischen Gebilde charakterisiert sind, und nach denen DUESBERG fast sämtliche bisher beschriebenen Granula zu ihnen rechnet. Gleichzeitig wurden die Fälle angeführt, in denen man auch in Nierenzellen Plastosomen festgestellt hat. Für *Anodonta* glaubte ich diese Tatsache ebenfalls bewiesen zu haben.

DUESBERG (1911) schreibt nun den Plastosomen und ihren Differenzierungsprodukten, die MEVES (1910) als paraplastische Formationen bezeichnet, eine große Rolle in der Lebenstätigkeit der verschiedenartigsten Drüsenzellen zu. Seiner Meinung nach (S. 812) »wird man auf die Idee gebracht, daß die in den Zellen der erwachsenen Gewebe enthaltenen Plastosomen vegetative Organellen darstellen, deren Hauptrolle in der Speicherung und Umbildung der aus dem Blut geschöpften Materialien besteht.«

Zur Begründung dieser Ansicht trugen auch Untersuchungen über Nierenzellen bei. So erhielt REGAUD (1908) bei der Natterniere Zellbilder, aus denen er erkennen konnte, daß die Zellen erst nach starker Vermehrung der Plastosomen anfingen, Excret zu speichern, daß mit der Zunahme der Excretkugeln an Zahl und Ausdehnung die Zelle immer weniger zwischen jenen liegende Plastosomen aufwies. Erst nach dem Ausstoßen der Excrete erfüllten die Plastosomen wieder die Zelle (S. 787).

»Diese wirkliche Verringerung der Zahl der Plastosomen mit der Vermehrung der Secretkörner ist eine Tatsache, die sich wohl schwer in einem andern Sinne deuten läßt, als dem der Umbildung der Plastosomen in Secretkörner.« — Es schließt dies natürlich keineswegs aus, sagt DUESBERG weiter, »daß auch andre Gebilde zu diesen Vorgängen beitragen.«

Ähnliche Verhältnisse gibt es bei Evertebraten. So fanden MAYER und RATHERY (1909) in den Nierenzellen von *Tupinambis Teguixin* neben großen grünen Körpern kleine fuxinophile Körnchen. Die Zahl der letzteren nimmt bei intensiver Secretion ab, die der grünen Körper zu.

SUZUKI (1912), der die neuesten Untersuchungen über die Morphologie der Nierensecretion unter physiologischen und pathologischen Bedingungen angestellt hat, kommt zu dem Resultat, (S. 198) »daß sichere, funktionell zu deutende Zustandsänderungen bis jetzt nur in den Epithelien der Hauptstücke beobachtet worden sind, und daß diese zum Teil in einem wechselseitigen Übergang zwischen

fädiger und granulärer Struktur bestehen«. Das Wesentlichste ist aber zu sehen »in einer Schwellung der Zelle und Homogenisierung des Bürstensaumes mit nachträglicher Ausscheidung einer leicht eiweißhaltigen Flüssigkeit unter gleichzeitiger Verkleinerung der Zellen und deutlichem Hervortreten der Strichelung in dem verschmälerten Bürstensaum.«

»Eine Beteiligung der Granula oder tropfbarer Gebilde an der normalen Secretion ist für die Epithelien der Hauptstücke bis jetzt nicht mit Sicherheit festgestellt.«

Über die **Morphologie der Excretion** speziell bei *Anodonta* liegen nur die an Hand von Farbstoffinjektionen gewonnenen Resultate Emeljanenkos vor, denn die Ansicht von Griesbach, nach der seine sogenannten »Kugelzellen« »das Geschäft der Excretion übernommen haben«, ist, wie schon an früherer Stelle klargelegt wurde, ein durch ungenügende Fixierungsmethoden hervorgerufener Irrtum.

Obwohl die Versuche mit Farbstoffinjektionen an späterer Stelle noch einmal genauer besprochen werden, müssen doch die Befunde Emeljanenkos hier kurz zitiert werden. Dieser Forscher stellte **vier verschiedene Vacuolenarten in den Nierenzellen** fest:

1) »Scharf abgegrenzte Hohlräume, in deren Innerm sich entweder Anhäufungen von Indigokristallen oder einzelne Kristalle von unregelmäßiger Form befinden.«

2) Kleinere, regelmäßig ellipsoide oder rundliche Vacuolen, »welche näher der Zellperipherie liegen und meist mit einzelnen spindelförmigen Indigokristallen angefüllt sind«. Am ungefärbten Präparat ist ihr Inhalt gleichfarbig.

3) Vacuolen von regelmäßiger runder Form.

4) »In die Länge gezogene Vacuolen« an der Peripherie der Zellen, die »ein trichterähnliches Aussehen haben und mit dem schmalen Ende dem Innern der Zellen, mit dem breiten der Peripherie derselben zugewandt sind«.

»Die Vacuolen waren nicht in bestimmter Ordnung in den Zellen verteilt; während an einer Stelle Vacuolen von allen drei Arten in reichlicher Menge vorhanden waren, sah man an andern Stellen hauptsächlich solche der zweiten Art, die dritte Art aber konnten wir kaum erkennen.

Ob zwischen diesen vier verschiedenen Vacuolenarten ein histogenetischer Zusammenhang besteht, darüber sagt Emeljanenko nichts, auch die Frage »ob sie beständige Organellen oder zeitweilige Gebilde vorstellen« läßt er unentschieden.

Schon früher habe ich bei der cytologischen Beschreibung der Nierenzellen die Meinung ausgesprochen, daß es nach den von Emeljanenko angewendeten Konservierungsmethoden sowie nach seiner Abbildung und Beschreibung höchst wahrscheinlich ist, daß diese von ihm gefundenen verschiedenen Vacuolenarten Kunstprodukte sind, ganz abgesehen davon, daß sie nur nach den von ihm vorgenommenen Farbstoffinjektionen in Erscheinung traten.

β. Eigne Befunde.

1. Allgemeines.

Schon in der Einleitung zur Morphologie der Excretion wurde betont, daß die Bilderfolge, die hier als eine Darlegung der cytologi-

schen Veränderungen, die eine Nierenzelle während ihrer Lebenstätigkeit erfährt, besprochen werden soll, nicht das Ergebnis einer experimentellen Untersuchung ist. Es handelt sich lediglich um ein Aneinanderreihen von Zellen verschiedener Struktur, die anscheinend alle gut konserviert sind und aus deren morphologischer Ähnlichkeit geschlossen wurde, daß sie die verschiedenen Stadien des Excretionsprozesses darstellen können, wie er sich in einer Nierenzelle abspielt.

Um die Beschreibung nicht immer an den verschiedensten Stellen durch das Erörtern mannigfacher Gegenargumente aufzuhalten, mögen dieselben gleich zu Anfang in ihrer Gesamtheit behandelt werden. — Es könnte sein, daß die auch als Plastosomen erkannten Granula der Nierenzelle von *Anodonta* eine Rolle in einem besonderen Secretionsprozeß dieser Zellen spielten, der mit der Bildung und Ausscheidung der Harnconcremente in keinerlei Zusammenhang steht. Ich beobachtete jedoch nie, daß diese Granula oder Plastosomen sich in irgendeiner Weise bei der Bildung eines bestimmten andern Secretmaterials als dem der Harnconcremente beteiligten.

Ein zweiter Einwand wäre der, daß man nach der Betrachtung verschiedener Präparate vom Nierenepithel und von andern Geweben des *Anodonta*-Körpers zu der Ansicht käme, die sogenannten »Harnconcremente« hätten in Wirklichkeit gar nichts mit der »Harn«-secretion der Nierenzellen zu tun. Die Tatsache, daß in den Zellen des Mantelepithels ähnliche Concremente vorkommen, und daß in allen Regionen des Körpers Lymphocyten angetroffen werden, die ebenfalls mit ähnlich gestalteten Gebilden beladen sind, könnte zu der Vermutung führen, daß diese »gelben Körnchen« hier in der Nierenzelle ein Element darstellen, daß sich auch in andern Geweben des Organismus wiederfindet, und das vielleicht hier in der Zelle langsam abgebaut würde. — Abgesehen davon, daß aber eine äußere Ähnlichkeit dieser »gelben Körnchen« keineswegs ein hinreichender Beweis dafür ist, daß diese in den verschiedensten Geweben vorhandenen Gebilde nun auch tatsächlich gleichen Charakter besitzen, kann man auch bei einem eingehenden Vergleich finden, daß diese Ähnlichkeit bei weitem nicht in sehr hohem Maße und vor allem nicht ständig vorhanden ist. Ein Beweis, daß die im ganzen Muschelkörper zerstreuten »gelben Körnchen« den gleichen mikrophysikalischen und mikrochemischen Bau besitzen, ist keineswegs erbracht. Vor allen Dingen konnte ich jedoch nie erkennen, daß derartige Elemente von den Blutlacunen her in die Zellen des Nierenepithels hineingelangten, wohl aber haben die

»Harnuntersuchungen« gelehrt, daß die »Harnconcremente« der Nierenzellen in das Nierenlumen hinein abgeschieden werden.

Die in Form und Farbe zum Ausdruck kommende Ähnlichkeit der Harnconcremente der Nierenzellen und der in allen Körperregionen anzutreffenden Gebilde von ähnlicher Gestalt und Farbe rührt möglicherweise daher, daß sie alle Stoffwechselprodukte darstellen, die für den Haushalt des Organismus wertlos geworden sind und deshalb aus allen Geweben her durch Lymphocyten nach sämtlichen Außenepithelien geschafft werden. Die späteren Betrachtungen über die Excretion durch Lymphocyten wird uns noch einmal auf diese Fragen zurückbringen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß ich das starke Hervorwölben oder gar Abschnüren ganzer Zellkuppen als eine Reagentienwirkung ansehe, ebenso wie viele Autoren es bei andern Nierenepithelien tun. Die deutliche Degeneration des Plasmas läßt dies ohne weiteres erkennen.

2. Die Ausscheidung der Harnconcremente.

In der Fig. 45 ist eine Zelle dargestellt, die vollkommen mit zellkerngroßen Harnconcrementen angefüllt ist. Eine besondere Plasmastruktur läßt sich nicht feststellen, der ellipsoide Kern besitzt einen großen, deutlichen Nucleolus und ziemlich zahlreiche, aber bedeutend kleinere Chromatinkügelchen. Die Harnconcremente — mit Eisenhämatoxylin gefärbt — erschienen dunkelbraun, von heterogener kristallinischer Struktur und besaßen hellere und dunklere Stellen. Die Zelle ist cylindrisch, der Bürstensaum nicht sehr hoch und schwach ausgebildet. — Wir haben hier, meiner Meinung nach, eine Zelle, die kurz vor der Entleerung ihrer Excretprodukte steht.



Fig. 45.
Nierenzelle mit Bürstensaum, angefüllt mit Harnconcrementen. Kern median. Vergr. 1248.

Die Fig. 46 zeigt eine Nierenzelle in der dieser Prozeß anscheinend schon weiter vorgeschritten ist. Die Zellkuppe, an der der Bürstensaum verschwunden ist, wölbt sich ein klein wenig vor; der Kern, der eine strangförmige Verteilung zahlreicher Chromatinkugeln aufweist, liegt basal und zeigt auf der einen Seite eine kleine Einstülpung, wodurch er eine etwas bohnenförmige Gestalt erhält. Im distalen Teil der

Zelle ist ein grobmaschiges Plasmagerüst sichtbar, der übrige Teil ist mit Harnconcrementen angefüllt, die aber viel kleiner sind als in der vorigen Zelle. Sie sind durchweg rundlich oder ellipsoid, einige erscheinen dunkelbraun, andre vollkommen schwarz.

Als ein sehr ähnliches Stadium erweist sich die Zelle in der Fig. 47, in der ebenfalls der Kern basal liegt, während die größeren und kleineren Harnconcremente in den vorgewölbten distalen Teil gerückt sind. Das große Concrement erschien bei der angewandten Hämatoxylin-Eosinfärbung dunkelgelb, die kleineren, kugeligen Gebilde zeigten einen rötlich-gelben Ton.

Da aus den früher besprochenen Harnuntersuchungen hervorging, daß in den Harn der Muschel ganz die gleichen Harnconcremente aufzufinden sind, wie sie in den eben geschilderten Zellen lagerten, so



Fig. 46.
Nierenzelle. Bürstensaum rückgebildet, Kern basal, distal ein hämatophiles Maschenwerk im Plasma. Vergr. 1248.

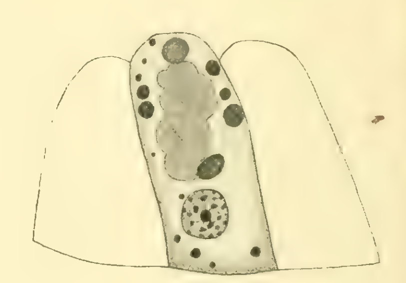


Fig. 47.
Nierenzelle kurz vor der Abgabe der Harnconcremente. Vergr. 1248.

hatte ich den Schluß gezogen, daß diese Concremente unter normalen Bedingungen von den Nierenzellen ausgeschieden würden, ohne große Umänderungen an Form oder Farbe zu erleiden. Nur dürfte es geschehen, daß die größeren Concremente sich bei dem Vorgang der Excretabgabe wieder in ihre kleineren Bestandteile zerteilen, aus denen sie ursprünglich zusammengesetzt waren. Es war mir leider niemals möglich den Austritt der Harnconcremente aus einer Zelle in meinen Schnittpräparaten mit Sicherheit als solchen zu erkennen. Es kamen mir zwar häufig Zellen zu Gesicht, die wie die eine in der Fig. 72, eine zerstörte Zellkuppe besaßen, aus der in ein Plasmagerinnsel verstrickte Harnconcremente heraustraten, doch konnte diese Erscheinung auch dadurch bedingt sein, daß das Microtommesser beim Schneiden die festen Concremente aus der Zelle herausgerissen hatte.

Ich möchte daher nicht mit Bestimmtheit behaupten, daß die Harnconcremente stets ohne Strukturveränderung aus der Nierenzelle austreten. Es ist möglich, daß größere in kleinere Bestandteile zerlegt werden und daß vielleicht auch manche während des Austritts aufgelöst werden. — Mehr oder weniger dicht über dem Epithel waren in meinen Schnitten in dem Nierenlumen alle Formen von Harnconcrementen anzutreffen, ich möchte jedoch diese Befunde zu keinem Beweis irgendwelcher Art heranziehen, denn die dort befindlichen Concremente konnten ja sehr leicht aus benachbarten Epithelzellen stammen, die durch Pressung oder sonstige Verletzung ihren Inhalt an das Nierenlumen abgegeben hatten.

Höchst wahrscheinlich ist es dagegen, wie eine Betrachtung der folgenden Abbildungen lehrt, daß die Harnconcremente nicht alle auf

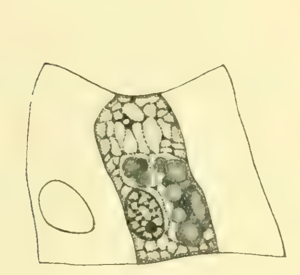


Fig. 48.
Nierenzelle. Harnconcremente zum Teil schon ausgeschieden. Wabenwerk, das sich mit Mucicarmin tingierte. Vergr. 1248.

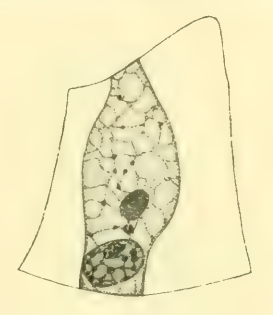


Fig. 49.
Nierenzelle. Kern ganz basal. Nur noch vereinzelte Concremente und Granula im Plasma. Vergr. 1248.

einmal aus der Nierenzelle austreten, sondern langsam und nacheinander.

So sehen wir in den Fig. 48—50, wie nur noch ein Teil dieser Concremente am Grunde der Zellen in der Nähe des Kernes liegt, während der übrige Zellkörper von einem unregelmäßigen Protoplasmanetzwerk durchzogen wird. Die Zellen in den Fig. 48 und 49 sind dieselben, wie die in den Fig. 31 und 30, welche zur Erläuterung der Frage dienten, ob im eigentlichen Nierenepithel »Schleimzellen« vorhanden seien. Es war an früherer Stelle nachgewiesen worden, daß jene Zellen in Wirklichkeit keine Schleimzellen sind. Sie stellen vielmehr Phasen der excretorischen Tätigkeit einer Nierenzelle dar, in welcher gerade die Harnconcremente ins Nierenlumen abgeschieden werden.

Diese Anschauung gründete ich hauptsächlich darauf, daß sich zwar das Plasmawabenwerk dieser Zellen mit Hämatoxylin und Muci-

carmin ziemlich stark tingierte, niemals jedoch die Substanz, welche zwischen jenem Gerüstwerk die Zelle erfüllt, und daß sich weiter in den meisten derartigen Zellen unzweifelhaft Harnconcremente vorfanden. Es war also anzunehmen, daß die homogenere Substanz zwischen den Maschen des Wabenwerkes keinerlei Secret der Zelle ist, sondern Plasma. Das Gerüstwerk selbst besteht wohl trotz seiner Tingierbarkeit mit Hämatoxylin und Mucicarmin ebenfalls aus Plasma, welches wir dann nach der Ansicht von Hertwig als Spongioplasma zu bezeichnen hätten gegenüber dem homogeneren Enchylem.

Die Affinität des Spongioplasmas zu jenen beiden Farbstoffen mag eine Art Degenerationserscheinung desselben sein. Immerhin kann man in Zellen, die sehr stark mit Harnconcrementen beladen sind, wie z. B. in Fig. 47 ein ähnliches Wabenwerk angedeutet sehen, das einen Indigo ähnlichen Ton gegenüber dem rötlichen Enchylem aufweist. Auch in stärker vorgewölbten Zellkuppen erscheint ein derartiges Gerüstwerk aus hämatophilen Fasern.



Fig. 50.
Nierenzelle von birnförmiger Gestalt. Sonst dasselbe wie Fig. 49. Vergr. 1248.

Näher kann auf diese Verhältnisse hier nicht eingegangen werden. Es genügt, festzustellen, daß in solchen Zellstadien ein Plasmanetzwerk vorhanden ist, das schon bei geringer Vergrößerung deutlich sichtbar war und sich mit Hämatoxylin und Mucicarminsäure tingiert. Dazwischen liegt das homogenere Enchylem. In excreterfüllten Zellen tritt, wenn auch nur schwach, ein gleiches Gerüstwerk in Erscheinung.

Das Wabenwerk der Zelle, die in der Fig. 48 dargestellt wurde, besteht aus unregelmäßigen größeren und kleineren Maschen, zusammengesetzt von dünneren und dickeren Balken, die eine körnelige Beschaffenheit haben. Das Gerüstwerk in den Fig. 49 und 50 ist großmaschiger, die Plasmabalken in der ersteren Zelle sind an einzelnen Stellen knotenförmig verdickt, die in der Fig. 50 fast durchweg ganz glatt. In der Nähe des Kernes macht das Plasma in beiden Fällen einen homogeneren Eindruck.

Die großen Harnconcremente in der Fig. 48 sind aus lauter kleineren, hellgelben Kugeln zusammengesetzt, die Zelle 49 enthält nur noch zwei kleinere, kugelige Gebilde von rötlichgelber Farbe, die Zelle in

der Fig. 50 ein größeres Concrement von mehr kristallinischem Gefüge. Die Zellen selbst sind im Verhältnis zu den angedeuteten Nachbarzellen aufgetrieben, die eine hat eine mehr tonnenförmige, die andre ein birnförmige Gestalt.

Excretionsphasen, in denen die Nierenzelle keinerlei Concremente mehr enthält, werden durch die Fig. 51 und 52 dargestellt. Die Zelle in der ersteren Abbildung hat eine ähnliche Form wie diejenige in der Fig. 50. Das Wabenwerk, das sich mit Hämatoxylin tiefblau färbte, besaß jedoch weit zahlreichere kleinere Maschen, die von ziemlich dicken Balken von körneliger Beschaffenheit gebildet waren, und ein rundliches Aussehen hatten. Dagegen ist die Gestalt und strukturelle

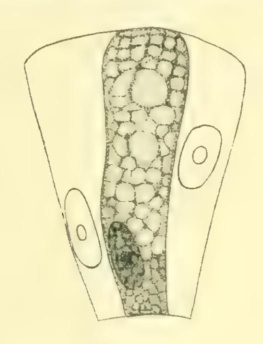


Fig. 51.

Nierenzelle Dasselbe wie Fig. 50. Keine Concremente mehr in der Zelle. Vergr. 1248.

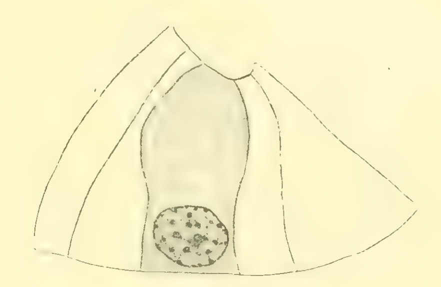


Fig. 52.

Nierenzelle. Dasselbe wie Fig. 51. Das feine Wabenwerk ist nicht mehr hämatophil. Doppelstruktur im Nucleolus. Vergr. 1248.

Beschaffenheit des Protoplasmanetzwerkes in der Fig. 52 dem der in der Fig. 50 gezeichneten Zelle sehr ähnlich.

Diese letzte Zelle war mit Flemmingscher Lösung fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden, worauf das Wabenwerk als ein Gerüst von sehr feinen Plasmafäden durch eine grauschwarze Färbung schön zutage trat.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Struktur des Kernes in dieser letzten Nierenzelle. Er ist größer als die Kerne der vorhergehenden Zellen und zeigt neben einem deutlichen Nucleolus eine sehr schöne Verteilung zahlreicher Chromatinkugeln, die beinahe halb so groß sind wie der Nucleolus und durch feine Lininbrücken miteinander in Verbindung stehen. Da der Schnitt gut differenziert war, so konnte man an dem Nucleolus ein heller gefärbtes Centrum und eine dunklere Randpartie unterscheiden.

Dem ganzen Aussehen des Kernes nach scheint diese zuletzt be-

schriebene Zelle im Begriff zu sein, eine lebhafte Tätigkeit zu beginnen. Welcher Art diese angedeutete Tätigkeit ist, zeigt das folgende Bild 53. Die Form der Zelle und die Struktur ihres Plasmas fangen an zu regenerieren.

Das bisher Gefundene kann man folgendermaßen zusammenfassen: Es finden sich in gut konservierten Nierenepithelien von *Anodonta* verschiedene Stadien von Zellen, die ihrer morphologischen Ähnlichkeit nach nebeneinandergestellt als eine Reihe von Zellstadien aufgefaßt werden können, in der die Ausscheidung der Harnconcremente aus der Nierenzelle zum Ausdruck kommt. Danach wird zunächst der Zellbesatz zurückgebildet, sobald die Zellen selbst mit Harnconcrementen angefüllt sind. Der Kern, der neben einem deutlich differenzierten Nucleolus eine ziemlich regelmäßige Verteilung mittelgroßer Chromatinkugeln erkennen läßt, rückt in den basalen Teil der Zelle, die Harnconcremente in den distalen Teil, der sich wenig über das Niveau der Nachbarzellen vorwölbt. Daraufhin gelangen die einzelnen Concremente nacheinander nach außen, wobei sie keine merkliche Änderung in ihrer Struktur erleiden, während gleichzeitig in der Zelle selbst ein unregelmäßiges Protoplasmanetzwerk zutage tritt, das sich mit Hämatoxylin und mit Mucicarminsäure tingiert. Größere Harnconcremente scheinen zuweilen in kleinere Bestandteile zerlegt zu werden. Nach vollendeter Secretabgabe ist die Nierenzelle von einem feinen, großmaschigen Wabenwerk durchzogen, basal liegt in homogenerem Plasma ein Kern, der größer ist als in den vorhergehenden Stadien und in dessen Nucleolus man eine Doppelstruktur erkennen kann. Auch die Chromatinkugeln haben an Größe zugenommen.

Es findet also — wenn wir noch einen Vergleich mit den eingangs zitierten Literaturangaben ziehen wollen — auch bei *Anodonta* ein Austritt geformter Elemente aus der Nierenzelle in das Nierenlumen statt, wie es ähnlich Schoppe und Krahelska bei *Helix* beschrieben haben. — Das Verschwinden des Bürstensaumes bildet eine homologe Erscheinung zu den gleichen Befunden von Disse (1902), Trambusti (1899) u. a. m. bei den Nierenzellen der Vertebraten, denen gegenüber eine ganze Reihe andrer Forscher die Persistenz dieses Gebildes für jene Zellen behaupten.

3. Die Regeneration der Nierenzellen und die Ausbildung der Granula oder Plastosomen.

Den Beginn dieser zweiten Phase in der Lebenstätigkeit einer Nierenzelle veranschaulicht die Fig. 53. Der hier nicht in seiner längsten

Achse getroffene Kern zeigt ein ganz ähnliches Aussehen wie der in der vorhergehenden Figur. Das Plasmanetzwerk ist großmaschig, die einzelnen Waben haben eine abgerundete Gestalt. In den Balken dieses Gerüstwerkes und in dem homogeneren Plasma in der Nähe des Zellkernes treten nun vereinzelt kleine schwarze Kügelchen in Erscheinung, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz und mit Hämatoxylin-Eosin rot färben, und nachweisbar sich mit Osmiumsäure nicht schwärzen, also demnach als Granula angesprochen werden müssen. — Ob diese Gebilde auch bei den schon behandelten Stadien der Excretabgabe in den Nierenzellen vorhanden waren und vielleicht nach Ausscheidung der Harnconcremente in der Zelle zurückgeblieben sind, konnte ich nicht entscheiden. Beide, Wabenwerk und Granula, lassen sich stets auch bei bedeutend schwächerer Vergrößerung deutlich erkennen.

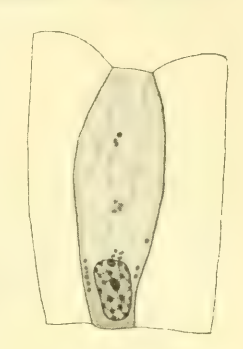


Fig. 53.
Nierenzelle. Im Maschenwerk des Plasmas vereinzelte Granula. Vergr. 1248.

Diejenigen Zellen, die nach ihrer ganzen cytologischen Beschaffenheit dem eben beschriebenen Stadium angereiht werden müssen, haben nun, wie wir sehen werden, auch ein ähnliches Plasmanetzwerk, das aber nicht mehr jene Affinität zu Hämatoxylin oder Mucicarmin aufweist, wie dasjenige in den zuletzt beschriebenen Zellen. Worauf diese Erscheinung beruht, konnte nicht festgestellt werden. — Es ist möglich, daß die Eigenschaft der Tingierbarkeit mit jenen Farbstoffen, wie schon früher einmal erwähnt, eine Folge von Plasmadegeneration ist, die nun verschwindet, denn allem Anschein nach geht die Regeneration der Nierenzelle hauptsächlich von jenem Gerüstwerk des Spongioplasmas aus.

Die beiden nun folgenden Abbildungen 54 und 55 stellen zwei aufeinanderfolgende Längsschnitte durch ein und dieselbe Zelle dar; in der einen ist der Kern getroffen, in der andern nicht. Hier ist das Gerüstwerk des Plasmas nicht mehr so verworren wie früher, sondern es treten einzelne Stränge deutlicher hervor, die sich von der Kuppe bis zur Basis der Zelle hindurchziehen, namentlich dicht an den Seitenwänden. Außerdem hat sich die Zahl der Granula bedeutend vermehrt, auch erscheinen einige derselben dicker als die andern.

Der Kern, mehr in die Mitte der Zelle gerückt, ist noch voluminöser als der in der Fig. 52 und läßt neben einem sehr großen Nucleolus eine große Azzahl Chromatinkugeln erkennen. Distal liegt

ihm ein braunes Gebilde dicht an, das mehrere rundliche dunkle Stellen aufweist. Es scheint dies ein in Bildung begriffenes Harnconcrement sein; wir kommen darauf noch zurück.

Die Fig. 56 und 57 stellen verschiedene Stadien dar, in denen zwar die Zellen immer noch ihre birnförmige Gestalt, aber bei weitem mehr

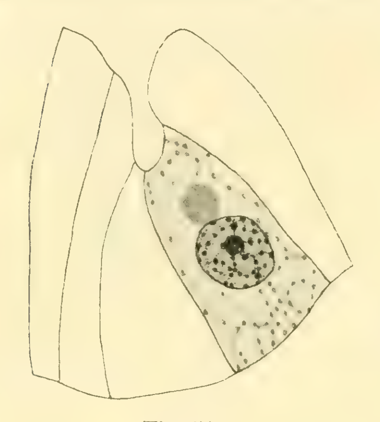


Fig. 54.
Nierenzelle. Kern median. Die Zahl der Granula hat sich vermehrt. Vergr. 1248.

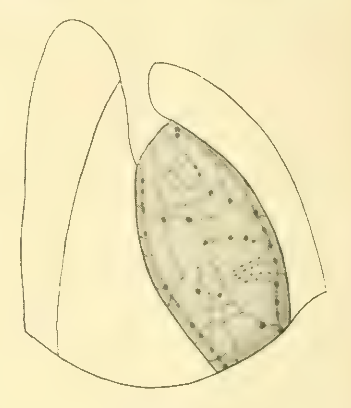


Fig. 55.
Dieselbe Nierenzelle wie Fig. 54.

Granula besitzen. Die Tendenz der einzelnen Plasmastränge, die Nierenzelle parallel ihrer Längsachse von der distalen bis zur basalen Begrenzung zu durchqueren, ist hier, namentlich in Fig. 57, noch

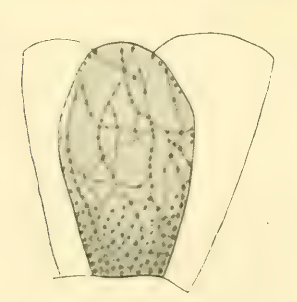


Fig. 56.
Nierenzelle. Die Anzahl der Granula hat sich weiter vergrößert. Die Faserstränge zeigen die Tendenz, die Zelle der Länge nach zu durch ziehen. Vergr. 1248.



Fig. 57.
Nierenzellen. Dasselbe wie Fig. 56. Die Zellen ragen kuppenförmig in das Nierenlumen vor. Vergr. 1248.

deutlicher ausgeprägt. Dieselben sind jetzt in ihrer ganzen Ausdehnung mit Granulis besetzt; in der Zelle, nach der die Fig. 57 gezeichnet wurde, waren sie tiefschwarz, in derjenigen der Fig. 56 heller. Hier

sind sie namentlich im basalen Teil der Zelle außerordentlich zahlreich und dicht aneinandergelagert.

Dem ganzen Aussehen nach kann man wohl bei den beiden zuletzt beschriebenen Zellen von »Körnchenfasern« reden, doch möchte ich den Namen Mitochondrien oder Plastoconten für diese Gebilde nicht ohne weiteres annehmen.

Die beiden Zellen der Fig. 57 liegen nicht in ihrer ganzen Längenausdehnung dicht nebeneinander, vielmehr ragt ihr distaler Teil, ebenso wie der der nächsten Nachbarzellen, frei in das Nierenlumen hinaus. Die äußerste Begrenzung dieser Kuppen erscheint im Querschnitt ziemlich dick und ist stärker gefärbt als die andern Zellwände. Ferner enthalten die Zellen noch ähnliche in Bildung begriffene Harnconcremente, wie wir sie bereits in der Fig. 54 gefunden hatten.

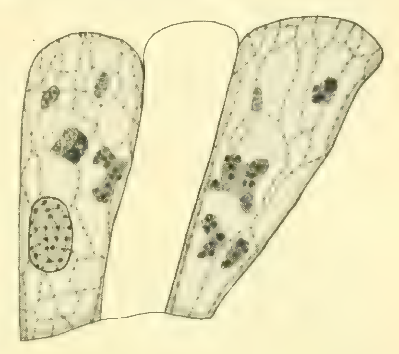


Fig. 58.
Nierenzellen. Ähnliche Stadien wie Fig. 56 und 57, nur liegen noch Harnconcremente in den Zellen. Vergr. 1248.

Ehe nun diejenigen Bilder besprochen werden, die sich in der aufgestellten Reihenfolge hier anschließen, müssen wir erst noch zwei besonders geartete Zellstadien erwähnen, die in den Fig. 58 und 59 zur Darstellung gelangten. Es sind dies Zellen, die sowohl in ihrer äußeren Form, wie in ihrer Plasma- und Kernstruktur, welch letztere namentlich in der Fig. 59 gut erkennbar ist, den zuletzt behandelten Nierenzellen sehr gleichen, die aber eine ganze Anzahl anscheinend fertig ausgebildeter Harnconcremente beherbergen. Es fragt sich, wie dieser Befund mit dem bisher Gesagten zu vereinbaren ist.



Fig. 59.
Dasselbe wie Fig. 58.

Meiner Meinung nach hat das Vorhandensein der reifen Harnconcremente in diesen beiden Zellen und die Anwesenheit der in Bildung begriffenen Elemente in den Zellen 54 und 57 gewissermaßen denselben Grund. — Die Nierenzellen sind keine einzeln gelagerten Drüsenzellen, sondern Teile eines sehr ausgedehnten Epithelverbandes.

Da weiter nach den in der »Physiologie« zitierten Angaben von CUÉNOT (1899) der Excretionsprozeß der Nierenzellen von *Anodonta* ein sehr langsamer sein kann, so ist es vielleicht möglich, sich vorzustellen, daß der Excretionsprozeß einer Nierenzelle nicht immer in derselben gesetzmäßigen Art und Weise, nicht immer in genauer Aufeinanderfolge der einzelnen schon geschilderten Phasen vor sich geht.

So kann man annehmen, daß in den Zellen manchmal an einer Stelle ein Prozeß eingeleitet wird, der im ganzen übrigen Körper erst viel später vonstatten geht, oder daß umgekehrt in einem Teil des Plasmas noch Umwandlungen vor sich gehen, die in allen andern längst zu Ende geführt sind. So sehen wir, wie in den Fig. 54 und 57 schon vereinzelte Harnconcremente in Bildung begriffen sind, obgleich die gesamte Plasmastruktur der Zellen noch keineswegs vollständig regeneriert ist, und die Granula noch nicht alle ausgebildet sind. Anderseits treten in den Zellen der Fig. 58 und 59 schon eine Menge Granula auf, obwohl noch nicht alle Harnconcremente die Zelle verlassen haben.

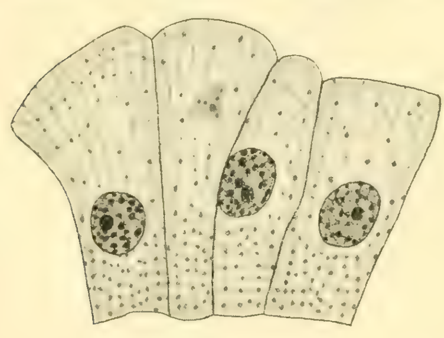


Fig. 60.
Nierenzellen mit fast cylindrischer Gestalt. Die Längsfasern des Plasmas sind basal durch ebensolche zahlreiche Querfasern verbunden. Vergr. 1248.

Die Zellen, nach denen die Fig. 60 angefertigt wurde, besitzen eine fast cylindrische Gestalt. Die median gelegenen Kerne enthalten einen starken Nucleolus und sehr zahlreiche Chromatinbröckchen von nahezu kugelförmiger Gestalt, die jedoch meist ein größeres Volumen einnehmen als diejenigen in dem Zellkern der Fig. 54.

Die Struktur des Plasmas ähnelt der in der Fig. 56 sehr, nur sind die einzelnen Stränge nicht mehr so stark gewunden, sondern mehr gerade gestreckt, ihre Zahl und Anordnung ist jetzt auch im distalen Teil derjenigen im basalen ähnlich. Hierdurch kommt es, daß der Eindruck der »Körnchenfasern«, der namentlich in den Fig. 55, 56, 57 so zutage trat, weniger deutlich wird. Die Granula liegen hier, ähnlich wie im basalen Teil der Zelle 56, im ganzen Zellkörper meist in den Knotenpunkten der verschiedenen Plasmastränge.

Noch engmaschiger und in der ganzen Zelle gleichmäßiger verteilt ist das Plasmawabenwerk in den beiden Zellen der Fig. 61. Die Zahl der Granula, die alle in den Ecken der verschiedenen Maschen

liegen, hat weiter zugenommen. Auch die Kerne besitzen ein anscheinend noch größeres Volumen als die in den vorhergehenden Figuren, desgleichen die sehr zahlreichen Chromatinstücke, die hier meist nicht mehr rund, sondern eckig sind. Die Gestalt der Zellen selbst ist fast vollkommen cylindrisch, ihre distale Begrenzung erscheint dicker und stärker gefärbt als die der Zellen in Fig. 57, auch ist sie nicht mehr ganz glatt, sondern weist einzelne knotenförmige Anschwellungen auf.

Fig. 61.
Nierenzellen von cylindrischer Gestalt mit vollkommen regeneriertem Plasma. In den Ecken des unregelmäßigen Maschenwerkes liegen die Granula. Distale Zellbegrenzung verdickt. Chromiolen sehr groß. Vergr. 1248.

Die beiden Nierenzellen in der nächsten Abbildung, Fig. 62, gleichen den soeben geschilderten fast völlig, sowohl in ihrer äußeren Form, wie in ihrem inneren Bau, nur erscheint die distale Zellbegrenzung im Schnitt nicht mehr als eine dicke Linie mit vereinzelten Anschwellungen, sondern sie ist hier wieder bedeutend dünner, zeigt jedoch mehrere gut ausgeprägte kleine Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin stark geschwärzt haben.

Hervorzuheben ist weiter, daß der Nucleolus, namentlich in dem Kern der rechten Zelle, sehr weit distal gelegen ist und fast die Kernmembran berührt.

Das Plasmawabenwerk der Zelle in Fig. 63 ist weitmaschiger und zeigt mehrere Stränge, die fast vollkommen gerade sich von der Zellkuppe bis zur Zellbasis hinziehen. Die Granula liegen wieder in den Knotenpunkten des Gerüstwerkes; die Zelle trägt einen niederen Bürstensaum aus nicht sehr zahlreichen Härchen.

Fig. 62.
Nierenzellen. Basalkörperchen der Geißeln gut sichtbar. Nucleolus distal gelegen. Vergr. 1248.

Auch hier liegt der Nucleolus am distalen Ende des Kernes, dessen unregelmäßige Chromatinverteilung auffällt, und zwar augenscheinlich in direkter Berührung mit der Kernmembran.

Wenn wir nun die Fig. 57, 61, 62 und 63 in bezug auf die Gestaltung der Zellkuppe vergleichen, so drängt sich der Gedanke auf, daß in den Fig. 57 und 61 die Dicke dieser distalen Zellgrenze der Ausdruck dafür ist, daß in diesen Stadien die Anlagen zu dem späteren

Besatz der Zelle, dem Bürstensaum und den Flimmergeißeln gebildet werden. In der Fig. 62 sind dann schon die Basalkörperchen der Geißeln fertiggestellt und in Fig. 63 tritt ein schwacher Bürstensaum zutage. Nähere Einzelheiten dieses Bildungsprozesses konnte ich nicht feststellen.

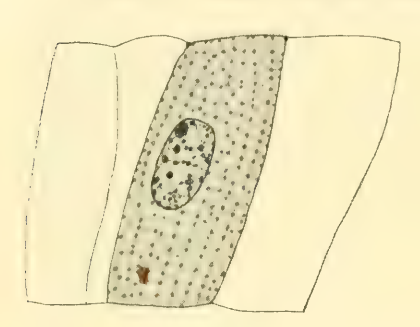
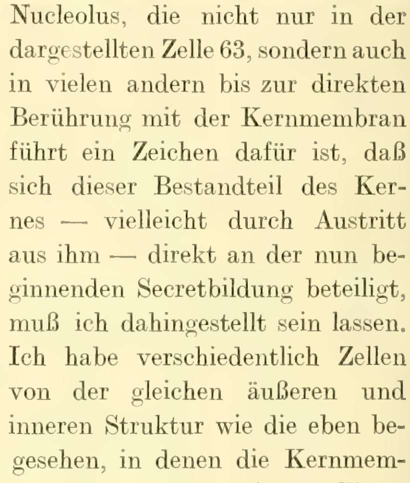


Fig. 63.
Nierenzelle. Bürstensaum im Entstehen. Nucleolus der distalen Kernmembran angelagert. Granula teilweise in Längsreihen. Vergr. 1248.



Ob die in diesen letzten Zellen erwähnte distale Lagerung des Nucleolus, die nicht nur in der dargestellten Zelle 63, sondern auch in vielen andern bis zur direkten Berührung mit der Kernmembran führt ein Zeichen dafür ist, daß sich dieser Bestandteil des Kernes — vielleicht durch Austritt aus ihm — direkt an der nun beginnenden Secretbildung beteiligt, muß ich dahingestellt sein lassen. Ich habe verschiedentlich Zellen von der gleichen äußeren und inneren Struktur wie die eben besprochenen gesehen, in denen die Kernmembran distal aufgelöst war und Teile des Kernchromatins im Plasma lagen. Doch konnte ich nie entscheiden, ob es sich hier um einen natürlichen Vorgang oder um eine Verletzung handelte.

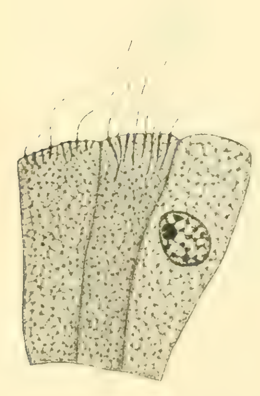
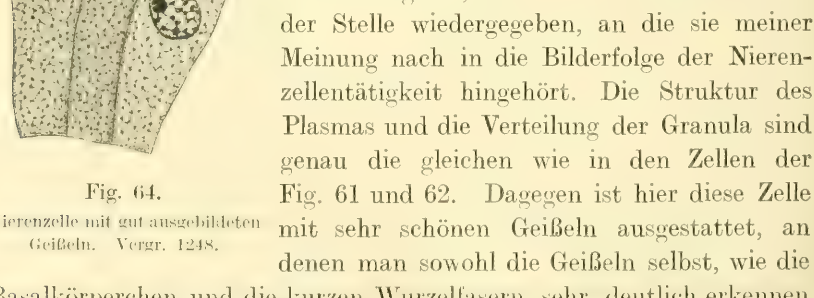


Fig. 64.
Nierenzelle mit gut ausgebildeten Geißeln. Vergr. 1248.



Die nun folgende Fig. 64 ist dieselbe wie die Fig. 28, sie ist hier noch einmal an der Stelle wiedergegeben, an die sie meiner Meinung nach in die Bilderfolge der Nierenzellentätigkeit hingehört. Die Struktur des Plasmas und die Verteilung der Granula sind genau die gleichen wie in den Zellen der Fig. 61 und 62. Dagegen ist hier diese Zelle mit sehr schönen Geißeln ausgestattet, an denen man sowohl die Geißeln selbst, wie die Basalkörperchen und die kurzen Wurzelfasern sehr deutlich erkennen kann. Es ist dies schon an früherer Stelle eingehend beschrieben worden.

Die Nierenzelle in der Fig. 65 besitzt außer verschiedenen Geißeln auch einen Bürstensaum, dessen einzelne feine Härchen deutlich sicht-

bar sind. Das Wabenwerk des Plasmas ist äußerst engmaschig, die Zahl der Granula sehr hoch. Der Kern ist außerordentlich umfangreich und läßt neben dem Nucleolus zahlreiche große Chromatinkörner in unregelmäßiger Verteilung erkennen. Im distalen Teil der Zelle liegt ein dunkelbrauner rundlicher Körper, den ich seinem ganzen Aussehen nach im Vergleich mit den folgenden Bildern als ein in Bildung begriffenes Harnconcrement ansprechen möchte.

Nach der geschilderten Plasma- und Kernstruktur, vor allem wegen der gleichmäßigen Verteilung der zahlreichen Granula und der guten Ausbildung von Geißeln und Bürstensaum bin ich der Ansicht, daß diese letzte Zelle dasjenige Stadium der Nierenzelle darstellt, in der diese wieder zu ihrer normalen Gestalt regeneriert ist, während gleichzeitig die Ausbildung der Granula ihren Höhepunkt erreicht hat. Es beginnt jetzt, wie das dunkelbraune Körperchen in der supranucleären Region der Zelle anzeigt, die Bildung der Harnconcremente.

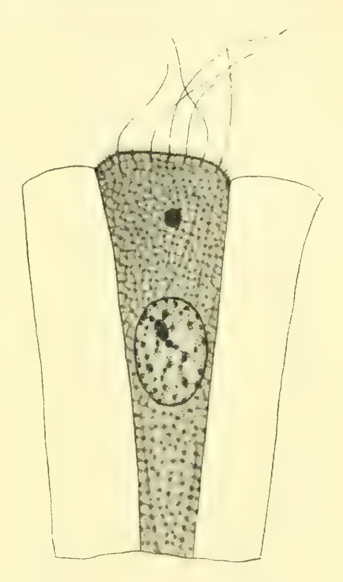


Fig. 65.
Nierenzelle mit gut ausgebildeten Geißeln und Bürstensaum. Wabenwerk des Plasmas sehr engmaschig. In der supranucleären Region ein in Bildung begriffenes Harnconcrement. Vergr. 1248.

Genau wie am Ende des vorhergehenden Abschnittes und unter denselben Einschränkungen mag nun eine Zusammenfassung der zuletzt besprochenen Bilder gegeben werden, in der Weise, daß aus der morphologischen Ähnlichkeit der in der gegebenen Reihenfolge dargestellten Zellstadien geschlossen wird, daß sich vielleicht die einzelnen Excretionsphasen, die durch jene Figuren zum Ausdruck kommen auch in Wirklichkeit in dieser Art aufeinander folgen.

Hiernach erkennt man in dem Plasmanetzwerk einer Zelle, die alle ihre Harnconcremente an das Nierenlumen abgegeben hat, zunächst in der Nähe des basal gelegenen Kernes einige wenige kleine Kügelchen, die man ihren mikrophysikalischen und microchemischen Eigenschaften nach als Granula bezeichnen kann. Während das Gerüstwerk des Spongioplasmas sich vermehrt, wobei einige Stränge die Tendenz aufweisen, den Zellkörper seiner ganzen Länge nach zu durchqueren,

treten gleichzeitig auch mehr Granula in Erscheinung und der Kern rückt langsam distalwärts vor bis in die Mitte der Zelle. Er nimmt dabei anscheinend an Volumen zu, desgleichen der Nucleolus und die Chromatinkugeln. Der Zellkörper beginnt jetzt langsam eine mehr cylindrische Gestalt anzunehmen, die Vermehrung des Plasmawabenwerkes nimmt erst im basalen Teil der Zelle, dann auch in der supranucleolären Region immer mehr zu, bis schließlich die ganze Zelle von einem unregelmäßigen sehr engmaschigen Plasmagerüstwerk erfüllt ist. In den sehr zahlreichen Knotenpunkten der einzelnen Faserstränge liegen die Granula. Der Kern nimmt allmählich immer weiter an Umfang zu, desgleichen die immer zahlreicher werdenden Chromiolen, die auch langsam eine mehr eckige Gestalt annehmen.

Schon in diesen letzten Stadien zeigt sich eine Verdickung der Zellkuppe, aus der sich die Basalkörperchen der Geißeln herausdifferenzieren. Der Nucleolus lagert sich distalwärts, manchmal tritt er mit der Kernmembran in direkte Berührung, die Chromatinverteilung im Kern wird unregelmäßig; Bürstensaum und Geißeln treten in Erscheinung und bilden sich aus. Schließlich hat die Zelle vollkommene Cylindergestalt angenommen und in der supranucleären Region ganz in der Nähe des Nucleolus zeigt sich ein dunkelbrauner heterogener Körper, — die Bildung der Harnconcremente beginnt.

Es muß nachträglich noch erwähnt werden, daß man auch an lebenden ausgebildeten Nierenzellen den Zusammenhang zwischen Granula und Plasmawabenwerk erkennen kann. Betrachtet man lebende Epithelien in Ringerscher Flüssigkeit, so sieht man in den Zellen ein feines Gerüstwerk und kleine Körnchen, die Granula. Wird nun eine derartige Zelle verletzt, so daß die Zellmembran platzt, dann kann man deutlich erkennen, daß aus der Wunde nur das homogene Enchylem austritt, das Spongioplasma mit den Granulis bleibt zurück, bis die Zerstörung der Zelle eine vollständige wird.

4. Die Anfüllung der Nierenzelle mit Harnconcrementen.

Die in der Fig. 66 gezeichnete Nierenzelle, die von derjenigen der vorhergehenden Abbildung durch nur wenige andre Epithelzellen getrennt war, zeigt im wesentlichen ganz denselben äußeren und inneren Aufbau wie jene. Nur die Fäden des Plasmanetzwerkes sind hier bedeutend feiner als dort, zum Teil sind sie sogar gänzlich verschwunden, so daß eine Menge Granula frei in dem homogenen Enchylem liegen. Die letzteren erscheinen vielleicht noch zahlreicher als in der Fig. 65 und sind im basalen Teil der Zellen zu einzelnen Körnchenketten anein-

andergereiht. Die Wurzelfasern der Geißeln sind nicht zu erkennen.

In der Fig. 67 ist die Auflösung der Spongioplasmafasern eine vollständige. Die Granula sind bedeutend voluminöser als in allen bisherigen Zellstadien und liegen fast alle in mehreren parallelen Reihen angeordnet, die die gesamte Zelle in ihrer Längsrichtung durchziehen. Wenn in einem Epithel eine sehr große Anzahl solcher Zellen nebeneinander liegen, so macht das Ganze einen eigenartigen Eindruck. Geißeln besitzt diese Zelle nicht, doch kann das eine Folge der Konservierung oder des Schneidens mit dem Messer sein, sondern nur einen feinen Bürstensaum, der dem der letzten Zellen vollkommen homolog erscheint. Distal vom Zellkern, der etwas weniger Chromatin enthält als die Kerne der Zellen in den Fig. 61—66, liegen wiederum zwei, hier hellbraun gefärbte Elemente, die ich aus gleich anzuführenden Gründen für Bildungsstadien von Harnconcrementen halte.

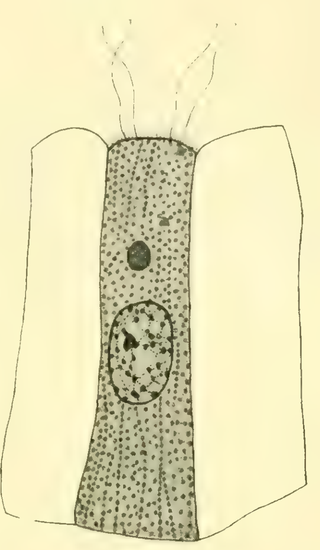


Fig. 66.

Nierenzelle. Dasselbe wie Fig. 65, nur ist das Wabenwerk des Plasmas undeutlicher. Die sehr zahlreichen Granula namentlich basal in Längsreihen angeordnet.

Es ist nun ziemlich sicher, daß zwischen den Granulis dieser Nierenzelle und denen der früher geschilderten ein Unterschied gemacht werden muß. Man kann nämlich einerseits leicht erkennen, wie in den Zellen 54—66 die Granula nicht nur an Zahl, sondern auch an Volumen immer mehr zunehmen, während anderseits eine Durchsicht der nächstfolgenden Figuren dieses Kapitels lehrt, daß hier die einzelnen Granula stets dieselbe Größe beibehalten und ihre Anzahl sich allmählich wieder bedeutend vermindert. Es treten also deutlich zwei Phasen zutage, eine Wachstums-

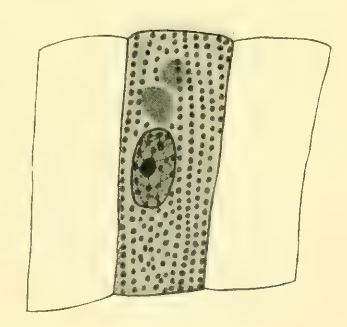


Fig. 67.

Nierenzelle. Keine Plasmastränge zu erkennen. Fast sämtliche Granula liegen in Längsreihen, welche die ganze Zelle durchziehen Die Granula (sekundäre Granula) sind größer als die in den vorhergehenden Zellen (primäre Granula). Vergr. 1248.

periode der Granula, in der gleichzeitig eine lebhafte Vermehrung dieser Elemente stattzufinden scheint, und eine Periode, in der die ausgewachsenen Granula an irgend einer Tätigkeit der Zelle teilzunehmen scheinen, wobei ihre Zahl wieder langsam abnimmt.

Was sich hier an meinen Präparaten soeben verfolgen ließ, ist aber genau dasselbe, was eingangs aus dem Buche HEIDENHAINS über die ganz allgemeine Ontogenese der Secretgranula zitiert wurde. Man hat die Granula in diesen beiden Lebensperioden als primäre und sekundäre Granula unterschieden, zwei Bezeichnungen, die nach der obigen Darstellung also auch bei den Nierenzellengranula von *Anodonta* angebracht sind.

Weiter war in der allgemeinen »Cytologie der Nierenzelle«, an Hand der Fig. 27, die hier nochmals als Fig. 69 wiedergegeben ist, festgestellt worden, daß die dort gezeichneten Granula auch »Plastosomen« genannt werden konnten. Die Übereinstimmung ihrer mikrophysikalischen und mikrochemischen Eigenschaften mit den in DUESBERGS Definitionen für »Plastosomen« geforderten Merkmalen, waren derart große, daß die gleiche Benennung gerechtfertigt erschien. Sie besitzen kugelige Gestalt und die Tendenz sich in Reihen anzuordnen, sind am lebenden Objekt sichtbar und treten auf Präparaten in Erscheinung, die nach Konservierungs- und Färbemethoden hergestellt waren, die den spezifischen zur Darstellung echter Plastosomen dienender fast vollständig glichen.

Da die Granula der Fig. 69 denen in der Fig. 67 nach Anordnung und Gestalt vollkommen homolog erscheinen, und da weiterhin aus dem bisher Gesagten mit großer Wahrscheinlichkeit hervorgeht, daß diese letzteren Granula mit denen der Zellen 53—66 genetisch zusammenhängen, so können dieselben alle zusammen wohl ebenfalls mit dem Namen Plastosomen gekennzeichnet werden. Im Sinne von MEVES müßten die eben erst definierten »sekundären Granula« wohl als Differenzierungsprodukte der eigentlichen Plastosomen, der primären Granula, paraplastische Formationen genannt werden.

Aus rein beschreibenden Gründen ist es jedoch vielleicht besser die Bezeichnungen »primäre« und »sekundäre Granula« auch in der Folge beizubehalten. Es genügt, daß an dieser Stelle nochmals auf die Gründe hingewiesen wurde, die uns berechtigen, sie den Plastosomen der neueren Literatur anzugliedern. Ihre Rolle und Bedeutung, die sie in den weiteren Excretionsstadien der Nierenzellen haben, werden dies weiter bestätigen.

Wie ihr zahlenmäßiger Unterschied in den Zellen 66 und 67 zu erklären ist, vermag ich nicht genauer anzugeben.

Die Fig. 68 und 69 stellen zwei kurze Epithelstücke aus ein und demselben Schnitt dar. Die einzelnen Zellen der ersteren Figur haben eine große Ähnlichkeit mit der in Fig. 67 dargestellten Nierenzelle, sowohl was die Struktur des Plasmas und die Verteilung der Granula anlangt, wie auch in den Kernstrukturen. Nur die Nucleolen in den Zellen 68 sind größer als die in der vorhergehenden Zelle; auch sind einige wohlausgebildete Geißeln erkennbar.

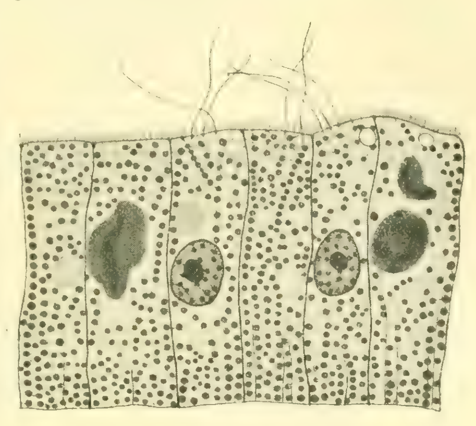


Fig. 68.
Nierenzellen. Sehr feine Netzstruktur im Plasma. Granula meist in Längsreihen (Plastoconten). Basal feine Filamente. Distal vereinzelte helle Vacuolen. Nucleolus sehr groß. Vergr. 1248.

Die reihenförmige Anordnung kehrt auch hier wieder, namentlich in der mittelsten, secretleeren Zelle, ist jedoch nicht mehr so schön



Fig. 69.
Nierenzellen. Bürstensaum sehr hoch. Fertige und in Bildung begriffene Harnconcremente. Granulabesetzte Vacuolen. Vergr. 1248. Zahl der Granula geringer als in Fig. 68.

ausgeprägt. Es hatte den Anschein, als seien die einzelnen Granula, nicht nur die einer großen Längsreihe, durch feine plasmatische Fasern

verbunden. In der Zelle, nach der die Fig. 67 gezeichnet wurde, konnte ich nichts derartiges beobachten. Es ist jedoch anzunehmen, daß auch hier die Granula durch ein ähnliches feines Maschenwerk verbunden sind, nur daß es durch die Art der Färbung nicht zum Ausdruck kam.

Wenn dem so ist, dann stellt das äußerst feine Gerüstwerk, durch welches die Granula in der Fig. 68 und zum Teil auch noch in der Fig. 69 zusammenhängen den letzten Rest, des früheren Spongioplasmas dar. Näheres kann hierüber nicht angegeben werden.

Aus einem Vergleich der Fig. 67 und 68 geht hervor, daß die reihenförmige Anordnung der Granula in diesem Stadium langsam verschwindet, es ist dies in gewisser Beziehung vielleicht mit der »Zergliederung der Stäbchen in Granula« zu homologisieren, die SUZUKI bei der Vertebratennierenzelle als eine »Prophase der Secretbildung« ansieht. Daß auch hier in diesen Nierenzellen von *Anodonta* jetzt eine Secretbildung in größerem Maße anfängt, zeigen die verschiedenen größeren dunkelbraunen Gebilde, die fertige Harnconcremente darstellen, und einige hellgraue ellipsoide Gebilde, — meiner Meinung nach Vorstadien der ersteren.

Dicht unter dem Bürstensaum liegen in verschiedenen Zellen kleine schwarze Kreise mit einem Inhalt, der keine Farbe angenommen hat; im basalen Teil sämtlicher Zellen sind kürzere und längere gerade gestreckte und feine Fäden sichtbar, die in der allgemeinen Cytologie der Nierenzelle als Filamente bezeichnet wurden. Über ihre Herkunft und Bedeutung kann ich ebenso wenig etwas Bestimmtes aussagen, wie über einen Zusammenhang, der möglicherweise zwischen ihnen und den Granulis oder dem Spongioplasma vorhanden ist.

Die auf S. 607 stehende Fig. 69 ist bei der histologischen Beschreibung der Nierenzellen als Fig. 26 schon eingehend besprochen worden. Die Lage und Struktur der Kerne ist ungefähr dieselbe wie in den Zellen der Fig. 68, aber die Zahl der Granula hat sich vermindert, die der fertigen und in Bildung begriffenen Harnconcremente vermehrt. Der Bürstensaum ist höher als in den früheren Zellen, auch setzt er sich aus bedeutend mehr Einzelhärchen zusammen, die so dicht nebeneinander stehen, daß sie basal verklebt erscheinen. Ein feines Plasmagerüstwerk ist in verschiedenen Zellen nur noch in einzelnen Regionen zwischen den Granulis erkennbar, im basalen Teil liegen auch noch vereinzelte Filamente. Die Granula selbst sind meist im ganzen Zellkörper zerstreut, nur entlang den Seitenwänden erstrecken sich noch

deutliche Granulareihen (Plastoconten) von der Zellbasis zur etwas vorgewölbten Zellkuppe.

Auf die Vacuolen und vacuolenartige Gebilde in der supranucleären Region wird sogleich näher eingegangen, zunächst sollen jedoch die Strukturverhältnisse in den folgenden drei Epitheldarstellungen erläutert werden, für welche die mehr basale Lagerung des Kernes ein gemeinsames Charakteristikum bildet.

Die Zellen der Fig. 70 gleichen denen der Fig. 69 vollständig in Form und Gestalt, nur ist ihre Zellkuppe etwas vorgewölbt. Sie besitzen mehrere, ziemlich gerade gestreckte Geißeln und einen gut ausgebildeten Bürstensaum, dessen einzelne Härchen nicht mehr gar so zahlreich und dicht nebeneinander stehen, wie dies in der vorhergehenden Zelle der Fall war. Der Kern ist sehr groß und stark angefüllt mit Chromatinkörnern, die in ihrem Umfang und Volumen dem Nucleolus nahe kommen. Die Wurzelfasern der Geißeln, welche an früheren Objekten deutlich in Erscheinung traten, sind hier nicht mehr ausgebildet.



Fig. 70.
Nierenzellen. Nur noch wenige Granulae mehr basal. Die ganze Zelle erfüllt von den mannigfachsten Bildungsstadien der Harnconcremente. Vergr. 1248.

Granula von derselben Form und Farbe, wie wir sie in den zuletzt betrachteten Zellen gesehen haben, also sekundäre Granula, liegen auch hier im ganzen Zellkörper verstreut, aber in weit geringerer Zahl; hauptsächlich finden sie sich im distalen und im basalen Teil der Zelle. Der ganze übrige Raum ist erfüllt mit größeren und kleineren Elementen, die ich als in Bildung begriffene Harnconcremente ansprechen möchte, und die später noch näher besprochen werden.

In den Fig. 71 und 72 endlich sind Zellen gezeichnet, die ein und demselben Schnitt entstammen. Der Zellkörper besitzt ganz die nämliche Gestalt wie in den vorhergehenden Bildern. Im Plasma tritt eine sehr feine und engmaschige Wabenstruktur in Erscheinung. Die Granula liegen fast ausschließlich in geringer Anzahl im basalen Teil

der Zelle. Die ganze supranucleäre Region wird von Harnconcrementen eingenommen, die teils noch nicht fertig ausgebildet, meist jedoch schon vollkommen »reif« sind, wie ein Vergleich mit dem früher hierüber Gesagten lehrt. Zwischen den Granulis, von denen manche nicht mehr schwarz erschienen, sondern einen grauen Ton angenommen hatten, stehen senkrecht auf der Zellbasis feine, gerade Filamente. Die Kerne sind kleiner als in den früheren Zellen und zeigen neben einem großen Nucleolus ziemlich zahlreiche, fein verteilte Chromatinkugeln. Der Bürstensaum ist niedriger als der in Fig. 70 und setzt sich auch aus



Fig. 71.

Nierenzellen. Granula fast nur noch basal. Die supranucleäre Region angefüllt mit Harnconcrementen. Am Grunde der Bürstenhärchen feine Körnchen. Vergr. 1248.

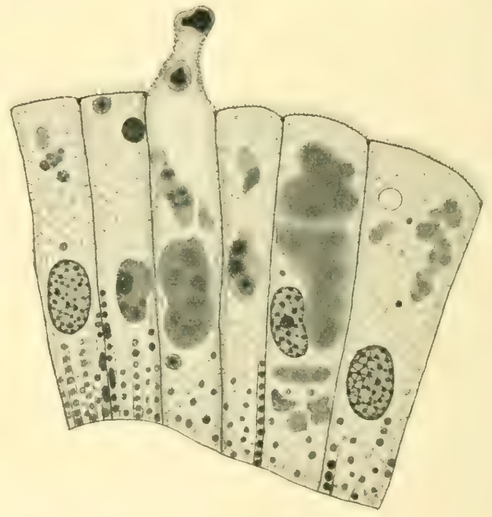


Fig. 72.

Nierenzellen. Dasselbe wie Fig. 71, nur zum Teil mit größeren Concrementen. Ob die Concremente aus der einen Zelle auf natürlichem Wege austreten, oder durch das Messer herausgerissen sind, ist nicht zu entscheiden. Vergr. 1248.

wenigeren und zarteren Härchen zusammen, die an ihrer Einfügung in die distale Zellbegrenzung ein feines dunkler gefärbtes Körnchen erkennen lassen. Es ist nachträglich noch zu erwähnen, daß die Schlußleisten, die hier sehr deutlich zum Ausdruck kommen, auch in den vorher geschilderten Zellstadien vorhanden waren, nur traten sie dort durch die skizzenhafte Andeutung der Nachbarzellen nicht so auffallend in Erscheinung.

Was nun zunächst die Zahl und Anordnung der Granula in den Fig. 69—72 anlangt, so erkennt man ohne weiteres die Tatsache, daß in denjenigen Zellen, die sehr viele Harnconcremente enthalten, nur

wenige Granula zu erkennen sind, und umgekehrt die mit Granulis stark angefüllten Zellen nur eine geringe Anzahl von Harnconcrementen beherbergen. Zwischen diesen beiden extremen Fällen lassen sich alle Übergänge finden, so daß man wohl sagen kann: Je mehr Harnconcremente in einer Nierenzelle von *Anodonta* gebildet werden, desto weniger Granula sind in dieser Zelle anzutreffen.

Es ist ja in der vorangestellten Literaturübersicht schon auf ähnliche, in den Nierenzellen andrer Tiere beobachtete Vorgänge hingewiesen worden. So bildet REGAUD (1908) vier »Bürstensaumzellen« aus der Natterniere ab, die folgende Strukturverhältnisse aufweisen. Die Zelle (*A*) ist erfüllt von zahlreichen, sehr langen Plastoconten, die einige Anschwellungen zeigen; zwischen ihnen liegen einzelne kleine Körnchen. In der Zelle (*B*) haben sich die Plastoconten in kleine Körnchen zerlegt, während einige der isolierten Körner ziemlich umfangreich geworden sind. Die Zelle (*C*) ist erfüllt von zahlreichen voluminösen Secretkörnern, zwischen denen äußerst wenige Plastosomen lagern, nur im basalen Teil der Zelle sind sie noch etwas zahlreicher. In dem Stadium (*D*) endlich befindet sich an der Stelle der abgesonderten Secretkörner nur noch ein ungefärbtes Substrat, die Anordnung und Zahl der Plastosomen ist dieselbe wie vorher.

Beim Frosch und beim Salamander beobachtete REGAUD dieselben Erscheinungen, die jedoch hier weniger deutlich zu erkennen waren.

Ähnliche Befunde in einer Evertebratenniere haben MAYER und RATHERY (1909) gemacht. Nach einer Fixation mit LAGUESSE J. und nach einer Färbung mit der Methode von GALEOTTI erkannten sie in den Bürstensaumzellen der Niere von *Tupinambis Teguixin* eine große Anzahl fuchsinophiler Körner und Fäden. Im Zustande mäßig provozierter Secretion waren die Fäden verschwunden und neben den im ganzen Plasma zerstreuten Körnern lagen grüne, voluminöse Körper. Bei starker Secretion vermehrte sich die Zahl der letzteren wesentlich, die der fuchsinophilen Körner nahm ab.

Also auch in diesen zitierten Fällen sehen wir das Gleiche, wie in den Nierenzellen von *Anodonta*. Mit der Vermehrung und Anhäufung der Secretionsprodukte geht eine Verminderung und Verlagerung der Granula parallel. Denn auch die Anordnung der Granula war eine ähnliche wie in den Zellen der Fig. 69—72; sie liegen im basalen Teil der Zelle und reichen meist nur noch entlang den Seitenwänden bis zur Zellkuppe empor, so daß sie in ihrer Gesamtheit die Menge der Harnconcremente gewissermaßen becherförmig umfassen.

Nach diesen Feststellungen wollen wir nun die Bildung der Harnconcremente betrachten, die im »reifen« Zustand den Charakter kristallinischer gelber Körnchen besitzen, wie aus den früheren Beobachtungen an lebenden Zellen hervorging. — Es müssen dabei zunächst die anfangs erwähnten Literaturangaben noch etwas eingehender behandelt werden.

Bial (1890) und Schoppe (1897) glauben, daß die Entstehung der Harnconcremente von *Helix* in der Weise vor sich geht, daß zuerst kleine, nebeneinanderliegende Harnkügelchen in der Zelle auftreten, die dann »von einer gemeinsamen Uratschale umgeben werden«. Die fertigen Elemente sind direkt von Plasma umschlossen, es scheinen also keinerlei Granula oder Vacuolen bei ihrer Bildung beteiligt zu sein. Doch zeigte es sich, daß bei der Auflösung dieser Concremente nach dem Verschwinden einer zwiebelartigen Schale ein organischer Bestandteil zurückblieb. Das gleiche Verhalten erkannte Schoppe an den Harnkügelchen in den Nierenzellen von Vögeln und Blindschleichen, die ebenfalls nicht in einer besonderen Vacuole, sondern einfach im Plasma lagen. Auch sie lösten sich in Ammoniak und Kalilauge, während ein Gerüstwerk bestehen blieb, das erst nach der Einwirkung von Essigsäure verschwand; »also wohl protoplasmatischen Ursprunges ist.«

Es scheint demnach, daß auch in diesen Fällen beim ersten Anlaß zur Entstehung der geformten Harnelemente Gebilde plasmatischer Natur mitwirken.

Nach den schon ausführlich zitierten Befunden von Krahelska sind es hämatophile Körnchen, die in der sogenannten »terminalen Vacuole« zu strukturlosen Harnkörperchen verschmelzen. »Dieselben scheinen sich allmählich in die kristallinischen Harnkügelchen umzuwandeln, indem sich um das centralliegende hämatophile Körperchen Schichten einer durchsichtigen oder gelben stark lichtbrechenden Substanz konzentrisch anlagern.«

Es tritt also zu der anfänglichen Rolle dieser »hämatophilen Körperchen« anscheinend später noch die aufbauende Tätigkeit einer Vacuole hinzu, wie ja überhaupt in fast sämtlichen andern Fällen die Bildung der Harnsecrete in irgendwelche Beziehungen zu Granulis oder Vacuolen gebracht worden ist.

So ist Duesberg der Meinung, daß in den Nierenzellen, genau wie in andern Drüsenzellen, die Plastosomen »wirklich bei der Bildung der Secrete dazwischen treten«, indem er glaubt, daß auch hier »die wirkliche Verringerung der Zahl der Plastosomen mit der Vermehrung

der Secretkörner eine Tatsache ist, die sich wohl schwer in einem andern Sinne deuten läßt, als dem der Umbildung der Plastosomen in Secretkörner.« Zugunsten dieser Anschauung führt er eine Reihe analoger Beobachtungen bei andern secernierenden Zellen an. So wandeln sich die Plastosomen bei Eiern direkt oder indirekt in Dotterelemente um, und in ähnlicher Weise vollzieht sich nach METZNER (1890) die Fettbildung.

Der Vorgang der Harnsecretbildung unter Beteiligung von Plastosomen ist aber weder von DUESBERG noch von sonst jemandem morphologisch bisher beobachtet worden, er bleibt eine hypothetische Forderung auf Grund der angeführten Befunde in andern Zellarten und des geschilderten Wechselverhältnisses zwischen der Anzahl der Granula und der Secretkörner in den Darstellungen von MAYER und RATHERY und REGAUD. SUZUKI betont, daß auch nach seinen eingehenden Untersuchungen in den Epithelzellen der Hauptstücke in den Tubuli contorti der Wirbeltierniere eine Beteiligung der Granula an der normalen Secretion nicht mit Sicherheit feststehe.

Allerdings ist DUESBERG der Ansicht, daß das »Dazwischentreten der Plastosomen bei der Bildung der Secretkörner« keineswegs die Möglichkeit ausschließe, daß auch andere Gebilde zu diesen Vorgängen beitragen. Er verweist da auf GURWITSCH (1902), der in denselben Zellen, die nachher SUZUKI untersuchte, durch Vitalfärbungen und Farbstoffinjektionen verschiedene Arten von Vacuolen aufgefunden hat, welche die injizierten Farbstoffe absorbierten, »kondensierten« und an das Lumen des Nierenkanälchens abgaben. HEIDENHAIN hält es nach der in der Botanik allgemein bekannten Tatsache der Condensation kristalloider Körper in Vacuolen, »a priori« nicht für unwahrscheinlich, daß auch die Nierenzellen harnfähige Substanzen zu speichern vermögen. Es ist ihm jedoch ebenfalls bei seinen Versuchen an Vertebraten nicht gelungen, diesen Vorgang mikroskopisch zu erkennen.

GURWITSCH unterscheidet: 1) zahlreiche, große Vacuolen, die sich mit Osmiumsäure intensiv schwärzen; 2) kleinere, zahlreiche Granula, die bei Anwendung von Sublimat, Osmiumsäure und CARNOYschem Gemisch einen geronnenen Inhalt aufweisen; und endlich 3) größere Vacuolen, deren Inhalt weder durch Sublimat, noch durch Osmiumsäure oder Eisessig zur Gerinnung gebracht wurde, sie erschienen auf den Schnitten als scharf abgegrenzte Löcher meist dicht unter der Zelloberfläche gelegen. Die Gebilde der zweiten Art sind wahrscheinlich aus eiweißartigen Stoffen zusammengesetzt, die Vacuolen der dritten Gattung enthalten vermutlich Salzlösungen, mit denen gewisse im

Körperblut gelöste Stoffe teilweise unlösliche Verbindungen eingehen können.

Er fand, daß die in den Tierkörper injizierten Farbstoffe von den Vacuolen der Nierenzellen aufgenommen und in ihnen kondensiert wurden. Diese wanderten dann mit ihrem Inhalt an die Zelloberfläche, wo sie zerplatzten und die Farbstoffe an das Lumen des Nierenkanälchens abgaben. Nach einer Kontrolle mit vitalen Färbemethoden und sehr weitläufigen und eingehenden chemisch-physikalischen Betrachtungen, deren Auseinandersetzung hier keinen Zweck hat, kommt GURWITSCH daher zu der Ansicht, daß die Ausscheidung der harnfähigen Substanzen aus dem Blut wahrscheinlich auf dieselbe Art und Weise vor sich geht.

Es ist nicht möglich, an dieser Stelle auf die Kritik, welche die Versuche GURWITSCHs erfahren haben, einzugehen. Es ist nur hervorzuheben, daß auch hier der »Weg des Harnstoffes durch die Niere nicht mikroskopisch sichtbar gemacht« (HEIDENHAIN) wurde, sondern lediglich der von injizierten Farbstoffen. Auch nach der Meinung von DUESBERG beweisen die ganzen Untersuchungen GURWITSCHs eben nur dieses letztere.

Es würde ferner zu weit führen, hier alle einzelnen Beobachtungen anzugeben, die sich in der Literatur über dieselbe Frage finden, da es sich ja stets nur um Analogien handelt. Es genügt für diese Abhandlung die Feststellung, daß die Aufnahme von Farbstoffen aus dem zirkulierenden Blut durch die Nierenzellen vermittels gewisser Vacuolenarten teils bejaht, teils bestritten und physikalisch sehr verschieden erklärt wird, desgleichen der Vorgang der Abgabe der gespeicherten Farbstoffe an das Kanallumen. Vor allen Dingen wird die Frage, ob die Harnstoffe auf dieselbe Art und Weise aus dem Körperblut eliminiert werden, nirgends mit Sicherheit entschieden.

Erwähnt mag noch werden, daß MAYER et RATHERY (1909) in ihrer oben schon zitierten Arbeit über die Nierenzellen von *Tupinambis Teguixin* drei ganz ähnliche Vacuolenarten feststellten, wie sie GURWITSCH in den Nierenzellen der Vertebratenniere fand, nämlich 1) des vacuoles contenant de la graisse, 2) des vacuoles renfermant les masses vertes, und 3) des vacuoles complètement claires á contenu probablement aqueux.» Sie schreiben ihnen ebenfalls eine Rolle bei der Secretion zu.

SUZUKI, der zuletzt in sehr eingehender Weise die Morphologie der Nierentätigkeit bei Vertebraten untersucht hat, und der scharf zwischen einer Secretion der injizierten Farbstoffe durch die Nierenzellen und eine Speicherung derselben vermittels der Granula unter-

scheidet, ist der Ansicht, daß sich die also gespeicherten Farbstoffkörnchen schließlich in einer Vacuole ansammeln, die in der supranucleären Region der Zelle liegt. Auf welche Art und Weise diese Carminmassen dann die Zellen verlassen, konnte er nicht genau angeben. Es ist möglich, daß die Vacuole einfach ihren Inhalt an das Kanallumen abgibt, es könnte aber auch »eine intrazelluläre Verdauung« stattfinden, »d. h. eine Auflösung der Grundsubstanz, an welche das Carmin gebunden ist, und damit eine Lösung der Farbe.«

Was nun speziell die homologen Vorgänge bei *Anodonta* betrifft, so sind die einzigen Angaben, die wir bis jetzt in dieser Hinsicht von Emeljanenko (1910) besitzen, in der allgemeinen Literaturübersicht schon aufgeführt. Sie lassen lediglich die Wahrscheinlichkeit erkennen, daß die in den Fuß der Muschel eingespritzten Farbstoffe, durch die Nierenzellen aus der Blutflüssigkeit eliminiert und in das Nierenlumen ausgeschieden wurden. Ob die hierbei auftretenden Änderungen der Plasmastruktur in der Weise, wie sie Emeljanenko beschreibt und zeichnet, namentlich das Auftreten der vier verschiedenen Vacuolenarten, wirklich normalen Vorgängen entspricht, muß ich nach den Methoden und der ganzen Darstellungsart dieses Autors dahingestellt sein lassen.

Auf jeden Fall erkennen wir aus diesen Befunden nichts über die Entstehung, Bildung und Ausscheidung der Harnconcremente selber. Die Angabe, die Farbkristalle lagerten in denselben Vacuolen, in denen auch die eigentlichen Harnconcremente gebildet wurden, mußte ich schon an früherer Stelle als eine augenscheinliche Folge schlechter Konservierung zurückweisen. Es kann nur nochmals betont werden, daß ich selbst eine augedehnte Vacuolisation der ganzen Nierenzelle nur dann vorfand, wenn das Material in Alkohol oder Formol fixiert war; dabei ließen stets der Charakter des Epithels (reichliche Blasenbildung und Abschnüren ganzer Zellen) und die Struktur der Kerne erkennen, daß ich augenscheinlich Zellen vor mir hatte, die stark degeneriert waren.

In Schnitten, die vor der Konservierung mit Zenkerscher Flüssigkeit erst eine kurze Zeit mit Formol behandelt worden waren, zeigten öfters auch die Granula die Form kleiner Ringe. Ich bin geneigt, auch diese Erscheinung als ein Kunstprodukt anzusehen.

Wenn man nun die Fig. 65—72 auf die Gestalt und die Struktur derjenigen Elemente hin durchsieht, die in der vorliegenden Beschreibung entweder als »reife« Harnconcremente angesprochen wurden, oder als solche, die noch in Bildung begriffen waren, und diese Gebilde

auch mit den beschriebenen Vacuolen und vacuolenartigen Formationen in der supranucleären Region der Zellen vergleicht, so ergibt sich dabei Folgendes:

In den Fig. 68, 69 und 72 erkennt man in einzelnen Zellen die eben zuletzt genannten Vacuolen, die hier im Schnitt als stark tingierte Kreise auffallen. Ihr Inhalt hat sich in keiner Weise gefärbt. Es finden sich jedoch in den nämlichen Zellen auch Gebilde, die wohl gleichfalls als Vacuolen bezeichnet werden müssen, die jedoch mit einer homogenen, grauen oder gelblichen Masse angefüllt erscheinen. Die Wand dieser letzteren Vacuolen scheint teilweise die gleiche geringe Stärke zu besitzen, wie die der ersteren ohne gefärbten Inhalt, es finden sich jedoch in den verschiedenen Zellen eine Reihe von Übergängen bis zu »granuladicken« Ringen, als welche diese Bläschenhäute im Querschnitt erscheinen.

Anderseits finden sich in den Zellen der Fig. 71 und 72, namentlich aber in denen der Fig. 70 kugelige Gebilde von derselben dunklen blauschwarzen Farbe wie die sekundären Granula, die sich aber von der Größe derselben bis zum halben Volumen eines Kernes durch alle Zwischenstufen verfolgen lassen. Die kleinsten derartigen Elemente sind von den wirklichen Granulis in keiner Weise zu unterscheiden. Bei der Anwendung von Eosin als Schnittfärbemittel geht ihre anfängliche rote Färbung mit zunehmender Größe allmählich in einen rötlich-gelben Ton über, den gleichen gelblichen Schimmer weisen sie von einer bestimmten Größe ab nach Safraninbehandlung auf. Wurde mit Thionin oder Mucicarminsäure gefärbt, so traten nur kugelige Elemente in Erscheinung, die größer waren als die sekundären Granula in den gleichen mit Eisenhämatoxylin behandelten Schnitten; im ersteren Fall waren dann die Elemente hellblau, grünlichblau bis grünlich, im zweiten hellgelb bis dunkelbraun. Diese Ergebnisse gelten jedoch nur im großen und ganzen, je nach der Differenzierung des Schnittes variieren die Farbentöne bis zu einem gewissen Grade. Immerhin erschien es mir ziemlich sicher, daß sich die fraglichen Kugelelemente bei der Anwendung der verschiedensten Farben stets in der Weise tingierten, daß die einzelnen Nuancen ihrer angenommenen Farbe nur zwischen den Tönen schwankten, welche bei der gleichen Farbflüssigkeit einerseits die Granula der Nierenzellen anzunehmen pflegten, anderseits die »reifen« Harnconcremente. Gelangten mit der betreffenden Färbmethode die Granula überhaupt nicht zur Darstellung, so erschienen stets nur diejenigen kugeligen Gebilde gefärbt, welche die Granula an Volumen übertrafen.

Schon bei der allgemeinen cytologischen Beschreibung der Nierenzellen sind dann noch anders geartete Gebilde hervorgehoben worden, die sich in besonders schöner Gestalt im distalen Teil der Zellen finden, welche die Fig. 69 veranschaulicht. Hier liegen an verschiedenen Stellen helle Vacuolen, d. h. solche der zuerst beschriebenen Art, deren Inhalt keine besondere Färbung angenommen hat, und dicht an deren Wand angelagert reihen sich eine Anzahl kugeliger Elemente im Kreise herum, die sich durch nichts von wirklichen sekundären Granulis unterscheiden. Beim Heben und Senken des Tubus stellt es sich heraus, daß es sich tatsächlich um Vacuolen handelt, deren Häutchen auf allen Seiten mit dicht nebeneinander sitzenden Granulis bedeckt ist.

Bei genauerer Durchsicht des ganzen geschnittenen Epithels, dem die hier gezeichneten Zellen entstammen und desgleichen desjenigen Nierenepithels, dem die Zellen der folgenden Fig. 70 entnommen sind, konnte ich nun sehr häufig feststellen, daß diese sonderbare Anordnung der Granula auch bei solchen Vacuolen vorkommt, deren Inhalt, wie oben angegeben sich mit Eisenhämatoxylin hellgrau oder gelblich färbte. Einige derartige Bilder kann man auch in den beiden Fig. 69 und 70 erkennen. Allem Anschein nach scheinen hier Gebilde zutage zu treten, die eine Tätigkeit der Granula direkt sichtbar werden lassen.

Hauptsächlich in der Fig. 70 finden sich jedoch weiter auch noch Elemente, welche die Idee an einen Zusammenhang wachrufen, zwischen den eben geschilderten granulabesetzten Vacuolen und den hellen Vacuolen mit einem Häutchen von großer Wandstärke, welche in dem Schnittbild als ein schwarzer Ring um einen ungefärbten Inhalt sichtbar ist. Es sind dies Vacuolen, die nur mit sehr wenigen Granulis besetzt sind, welche letzteren jedoch zuweilen bedeutend an Volumen abgenommen haben, so daß sie nur noch als Anschwellung in der Begrenzung dieser Vacuolen hervortreten. Die Erscheinung findet sich sowohl bei Vacuolen mit ungefärbten, wie auch bei solchen mit gefärbtem Inhalt, und zwar haben beide ganz verschieden große Durchmesser.

Schließlich liegen neben den typischen reifen Harnconcrementen, die durch ihre Form und heterogene Struktur charakterisiert sind, noch eine letzte Gattung von verschiedenartigen Gebilden, die das Gemeinsame haben, daß sie aus einem oder mehreren Bestandteilen zweier verschieden gefärbten Elemente zusammengesetzt sind. Am meisten fallen in den Fig. 70—72 hierunter diejenigen auf, bei denen um ein einziges schwarzes Centralkorn, das in Form, Größe und Farbe einem

echten sekundären Granulum vollständig homolog ist, ein Ring aus einer bedeutend heller gefärbten Substanz herumliegt. Derartige Gebilde sind in mannigfachen Größen vorhanden, auch gibt es solche, die mehrere granulaartige Kerne einschließen. Ferner haben manche eine ellipsoidische Gestalt, andere eine unregelmäßige, schließlich verblassen die dunkleren Innenkörper in Farbe und Form, kurz es finden sich alle Übergänge in Gestalt und Struktur bis zu den fertigen Harnconcrementen.

Im Hinblich darauf, daß alle diese letzten Befunde in solchen Zellen zutage traten, die schon wegen ihrer allgemeinen Struktur für diejenigen Stadien der Nierenzellen gehalten werden müssen, in denen sich die Bildung der Harnconcremente von den ersten Anfängen bis zum fertigen Excret vollzieht, kann man nun auch hier wieder die einzelnen eben beschriebenen Bilder in der Art zusammenfassen, daß sich aus ihrer auf morphologische Ähnlichkeit gegründeten Anordnung ein Schluß ziehen läßt auf die wirkliche Reihenfolge der einzelnen Excretbildungsstadien in der lebenden Zelle.

Es zeigt sich, daß in den Nierenzellen von *Anodonta*, ähnlich wie in den gleichen Zellen von *Tupinambis* und der Natter nach den Beobachtungen von Mayer und Rathery (1909) und Regaud (1908) die anfänglich große Zahl der Granula mit der Vermehrung der Secretkörner abnimmt. Dieses zahlenmäßige Wechselverhältnis zwischen beiden Elementen läßt, wie dies auch schon Duesberg getan hat, darauf schließen, daß die Granula bei der Excretspeicherung der Zelle eine nicht unbedeutende Rolle spielen. Ihre Tätigkeit (sekundäre Granula) scheint mir in den Nierenzellen von *Anodonta* in folgenden morphologischen Erscheinungen zum Ausdruck zu kommen:

1. Die Masse des Granulum wandelt sich langsam in die eines Harnconcrementes um: das Granulum wächst bis zur halben Größe eines Zellkernes heran und ändert dabei seine chemische Beschaffenheit in der Weise, daß die Farbreaktionen erst diejenigen der typischen Granula sind und dann allmählich in die der Harnconcremente übergehen.

2. Die Granula treten in eine formative Tätigkeitsbeziehung zu Vacuolen: Sie legen sich in großer oder kleinerer Anzahl so an das Häutchen einer Vacuole an, daß dieselbe ganz mit ihnen besetzt ist. In der Vacuole erscheint allmählich ein hellgrauer oder hellgelber Inhalt, sie wächst, während die Granula an Größe abnehmen; die Vacuolenhaut scheint hierbei manchmal eine ziemlich große Wandstärke zu erlangen. Wahrscheinlich muß man das ganze, sobald ein gewisses Volumen erreicht, als Secretkugel bezeichnen.

3. Um ein oder mehrere Granula sammelt sich das Excret, ohne daß die chemische Zusammensetzung der ersteren zunächst verändert wird. Das Ganze, erst kugelförmig oder ellipsoid, wird allmählich unregelmäßig und größer, die strukturellen Verschiedenheiten im Innern verblassen.

Es ist hierbei stark zu betonen, daß diese drei Arten der Excretbildung keinerlei Anspruch auf vollkommene Sicherheit des tatsächlichen Geschehens machen können, da hierzu viel weitgehendere Untersuchungen in ganz anderer Weise und mit ganz anderen Mitteln notwendig wären. Sie sind nur aus dem einzigen Grunde gegeben worden, um zu zeigen, daß es vielleicht möglich ist, hier in der Niere von *Anodonta* »den Weg des Harnexcretes mikroskopisch in seinen einzelnen morphologischen Phasen sichtbar zu machen, und daß weiter die

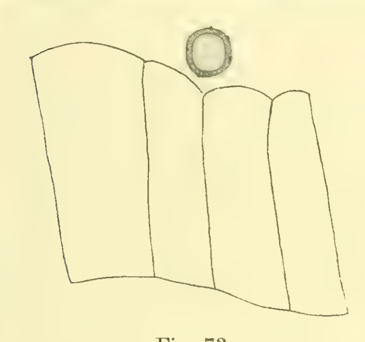


Fig. 73.
Secretkugel im Nierenlumen dicht über den Nierenzellen. Vergr. 1248.

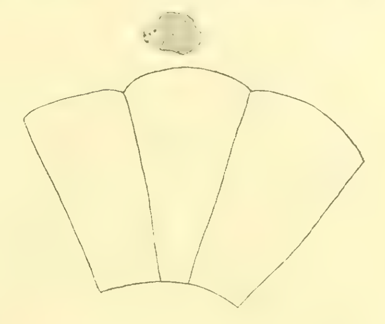


Fig. 74.
Harnconcrement im Nierenlumen dicht über den Nierenzellen. Vergr. 1248.

hypothetisch geforderte Beteiligung der Granula an der Ausbildung der Harnconcremente hier in der Nierenzelle der Lamellibranchiaten wahrscheinlich verwirklicht ist. Diese Beteiligung der Granula scheint sich mit der von Vacuolen zu kombinieren.

Es ist bisher stets vermieden worden, Befunde aus dem Nierenlumen der Schnittpräparate anzuführen, da diese leicht durch künstlich geschaffene Bedingungen beeinflußt sein können. An dieser Stelle möchte ich jedoch auf einige, sicher natürliche Tatsachen hinweisen, die durch die Fig. 73 und 74 illustriert werden.

Es fiel mir auf, daß in einem gut konservierten Schnitt an sehr vielen Stellen dicht über dem Epithel Harnconcremente von mittlerer Größe lagen. Bei genauerer Durchsicht fand ich, daß dieselben nicht alle zu den fertiggebildeten zu rechnen waren. So erkennt man in der Abbildung 73 eine jener Concrementformen wieder, wie sie zuletzt als Bil-

dungsstadien besprochen wurden. Um eine größere Kugel, an der man eine hellgelbe Innen- und eine dunkelgelbe Außenform unterscheiden kann, schlingt sich ein feiner schwarzer Ring, der fünf deutlich differenzierte körnelige Anschwellungen besitzt. Ich bin der Meinung, daß dieses ganze Gebilde, genau wie ich es für homologe Elemente in der Nierenzelle ausgesprochen habe, eine flüssige Secretkugel ist, die noch von der ursprünglichen granulabesetzten Vacuolenhaut umkleidet ist.

Die Abbildung 74 zeigt nun ein ganz ähnliches Harnconcrement aus demselben Schnitt und in der gleichen Lage. Nur hatte dasselbe eine kantige Gestalt und ein typisch kristalloides Aussehen, was ja auch, so weit dies mit der Tusche-Methode möglich ist, in der Zeichnung zum Ausdruck kommt. Trotzdem erkennt man jedoch auch hier eine feine schwarze Kontur, in der einige kleine Körnchen auffallen, ähnlich wie in der Fig. 73.

Aus den geschilderten und durch die Abbildungen veranschaulichten Verhältnissen glaubte ich schließen zu können, daß das kristalloide, kantige Harnconcrement der Abbildung 74 sich aus einer ähnlichen flüssigen Secretkugel wie sie die Fig. 73 zeigt, gebildet hat.

Ergänzend muß noch hinzugefügt werden, daß die geschilderten Vacuolen, deren Inhalt keinerlei Färbung aufwies, vielleicht mit den homologen Elementen, die Gurwitsch in den normalen Nierenzellen der Vertebraten gefunden und als »Salzvacuolen« beschrieben hat, in morphologischer und physiologischer Beziehung übereinstimmen.

Weiterhin ist es nötig hervorzuheben, daß sich die Entstehung und Ausbildung der Harnconcremente vielleicht manchmal viel langsamer vollzieht, als dies nach den beigefügten Figuren den Anschein hat. So fand ich Zellen, in denen die verschiedenen geschilderten Bildungsstufen der Concremente nicht alle gleichzeitig nebeneinander lagen, sondern in der ein einziger Typus fast allein vertreten war.

Und schließlich möchte ich noch auf die Figuren und Beschreibungen hinweisen, die Joseph (1902) von den Nierenzellen von *Torpedo* und Meves (1899) von den gleichen Elementen der Salamanderlarven gegeben haben. Hier finden sich nämlich in Zellen, deren ganzer Aufbau den Nierenzellen von *Anodonta* außerordentlich ähnlich ist, Secretkugeln der verschiedensten Größen und von mannigfachem Aussehen, die den eben geschilderten ganz auffallend gleichen. Leider sind diese Zellen von *Torpedo* und von der Salamanderlarve anders konserviert und gefärbt, so daß eine vergleichende Betrachtung nicht geboten erscheint. Es muß auf die betreffenden Arbeiten selbst verwiesen werden.

Es bleibt ja immerhin bedenklich, solche Vergleiche zwischen so verschiedenen Objekten zu ziehen. Aber der Mangel ähnlicher Untersuchungen an den Muscheln näher verwandter Tiere zwang mich, die Befunde bei Vertebraten in so ausgedehntem Maße zu betrachten, wie es in der ganzen Abhandlung geschehen ist.

Daß überhaupt, wenn auch in ganz anders gearteten Zellen, eine formative Tätigkeit der Granula vorkommt, beweisen zur Genüge die Untersuchungen M. HEIDENHAINS (1907) über die Beckendrüsen der Tritonen, in denen er die sogenannten »Halbmondkörperchen« beschrieben hat, die ebenfalls NICOLAS in der Tränendrüse des Menschen, FLEISCHER (1904) in der des Rindes und HELD (1899) in der Submaxillaris des Kaninchens aufgefunden haben. Obwohl die hier geschilderten Verhältnisse denen in der Nierenzelle von *Anodonta* morphologisch sehr ähnlich sehen, kann doch darauf nicht näher eingegangen werden.

Hiermit wäre die Beschreibung der Entstehung und Ausbildung der Harnconcremente ebenso wie die Schilderung der verschiedenen Excretionsstadien der Nierenzellen, wie sie im Epithel der Niere von *Anodonta* angetroffen werden, vollendet. Einzelne Zellen der Fig. 72 gleichen der in der Fig. 45 dargestellten in ihrer inneren und äußeren Gestaltung vollständig. Die cyclische Reihenfolge der Bilder ist wieder zu dem gewählten Ausgangspunkt zurückgekehrt.

Es sind nur noch einige Bemerkungen anzufügen.

Daß die Persistenz des Bürstensaumes an den Nierenzellen der Vertebraten eine umstrittene ist, wurde schon des öfteren erwähnt; nach den neuesten Untersuchungen von SUZUKI (1912) schwillt der Bürstensaum bei künstlich gesteigerter Diurese leicht an und bekommt ein mehr oder weniger homogenes Aussehen. Die Verhältnisse bei *Anodonta* erscheinen in diesem Falle nicht homolog. Der Bürstensaum nimmt an Höhe und Zahl der Härchen zu in den Phasen, in denen die Secretspeicherung der Zelle beginnt, dann bekommt er wieder sein normales Aussehen, um während der Ausscheidung der Harnconcremente vollständig zu verschwinden. Erst wenn das Plasma der Nierenzelle regeneriert und die Ausbildung der primären Granula vollendet ist, tritt auch der Bürstensaum wieder in Erscheinung, mit ihm die Geißeln, die ebenfalls während der Excretabgabe degenerieren.

Abgesehen von den letzten Figuren ist durchweg immer nur eine Nierenzelle aus dem betreffenden Epithel gezeichnet worden, die direkt angrenzenden Nachbarzellen sind nur in Umrissen angedeutet. Diese skizzierten Zellen haben meist genau dasselbe Aussehen wie ihre ausführlich dargestellte Nachbarin, denn in ein und demselben Epithel

kommen in der vorwiegenden Mehrzahl immer nur solche Nierenzellen vor, die den gleichen oder den nächstfolgenden oder vorhergehenden Excretionsstadien angehören. Dazwischen finden sich aber auch alle andern geschilderten Zellformen, wenn auch meist in bedeutend geringerer Anzahl.

Ebenso wechselte das Bild der Epithelien, was die Intensität der Excretion anbelangt, je nach dem Ernährungszustand der Muscheln und der Jahreszeit, in der sie getötet waren, ohne daß es mir gelungen ist, hierfür eine bestimmte Gesetzmäßigkeit herauszufinden. So fand ich verschiedentlich Epithelien, in denen jede Nierenzelle mit Harnconcrementen jeglicher Bildungsphase direkt zum bersten vollgefüllt war. Dazwischen lagerten eine Unmenge von Lymphocyten, die in der gleichen Weise mit Excretballen beladen waren.

5. Die Excretionsvorgänge in den Nierengangzellen.

In der Darstellung des histologischen Baues der *Anodonta*-Niere war in eingehender Weise klar gelegt worden, daß die Epithelzellen des Nierenganges sich von denen des Nierensackes und der Nierenschleife nur in sehr geringem Maße unterscheiden. Es hatte den Anschein, daß sie sowohl weniger Granula wie auch weniger Harnconcremente enthielten und daraus war geschlossen worden, daß ihre excretorische Tätigkeit eine beschränktere sei, als die der Zellen der Falten des Nierensackes und der Nierenschleife.

Diese Verhältnisse kommen auch bei einer Betrachtung der einzelnen Excretionsstadien der Nierengangzellen zum Ausdruck. Man findet in diesem Epithel genau dieselben Zellbilder wieder, wie sie in dem vorhergehenden Kapitel beschrieben worden sind, nur scheinen sich alle Vorgänge in geringerem Umfange abzuspielen, als es dort geschah. Es erübrigt sich daher, auf die Einzelheiten einzugehen.

γ. Die Ausscheidung von Farbstoffen durch die Nierenzellen.

In demjenigen Abschnitt dieser Abhandlung, welcher die »Physiologie der Niere« behandelt, ist ein besonderes Kapitel der »Ausscheidung von Farbstoffen durch das Organ« gewidmet. Es wurden daselbst auch die verschiedenen Meinungen und Gründe angeführt, nach welchen der Wert, den derartige Versuche für die Erkenntnis des normalen Ausscheidungsvorganges haben, bezweifelt wird. Es wurde deshalb hervorgehoben, daß meine eigenen Untersuchungen nur ausgeführt worden sind, um auch in dieser Hinsicht nicht allein auf die Angaben ange-

wiesen zu sein, die schon früher über diesen Gegenstand für *Anodonta* und nahe verwandte Tierformen gemacht sind.

Von demselben Gesichtspunkte aus müssen auch die genaueren histologischen Befunde gewertet werden, welche bei der mikroskopischen Untersuchung des Nierengewebes der Versuchstiere gemacht wurden. Es gilt dies in gleicher Weise für die Ausscheidung der Farbstoffe durch die Nierenzellen selbst, wie auch durch die Lymphocyten. In der sehr ausführlichen Literatur, die über derartige ganz allgemeine Verhältnisse vorhanden ist, werden die chemisch-physikalischen Vorgänge sowohl, wie die näheren cytologischen Erscheinungen, die bei der Aufnahme, Speicherung und Abgabe der Farbstoffe in dem betreffenden Zellkörper in Erscheinung treten, einer eingehenden Kritik unterworfen, wobei die verschiedenen Autoren zu den mannigfachsten Ergebnissen gelangen. Ich habe es nicht als meine Aufgabe betrachtet, mich nach eingehender Prüfung vielleicht einer der herrschenden Ansichten anzuschließen, sondern ich werde lediglich beschreiben, was ich gesehen habe, ohne z. B. die Frage zu berühren, ob die erhaltenen Farbstoffe in den Zellen an Granula gebunden oder in Vacuolen »kondensiert« waren. Für die allgemeine Untersuchung derartiger Vorgänge muß ich auf die Arbeiten von Heidenhain (1907), Gurwitsch (1902), Schmidt (1891), Höber und Königsberg (1905) und Suzuki (1912) verweisen.

Genauere Angaben über die Art und Weise, wie sich die Farbstoffe in den Nierenzellen von Lamellibranchiaten ablagerten, haben wir nur von Kowalewsky (1889) und Emeljanenko (1910). Ersterer untersuchte hauptsächlich Pecten, fügt aber hinzu, daß er bei *Unio* und *Anodonta* dieselben Resultate erhalten habe. In den von Leydig (1857) beschriebenen Vacuolen der Nierenzellen, in denen das eigentliche abgeschiedene Harnconcrement liegt, sah er »um das abgesonderte Concrement spindelförmige tiefblaue Krystalle des indigoschwefelsauren Natrons liegen«. »Die Abscheidung des Salzes geht ganz an derselben Stelle und in derselben Vacuole vor sich, wo die Harnsalze von Pecten ausgeschieden werden. Rund um das Concrement liegen zu einem oder mehreren die blauen Kristalle, und die Zahl derselben wächst nach der Menge des eingespritzten Farbstoffes und nach der Zeit der Untersuchung«. — »Dieselben Kristalle, die man in den Vacuolen findet, trifft man auch in der Höhle, bzw. den Ausscheidungsgängen des Organes an. Mit einem Wort, das Indigocarmin wird in derselben Weise abgeschieden, wie die andern Harnabsonderungen der Drüse«.

Die Ergebnisse Emeljanenkos, der die Indigokristalle von länglicher, spindelförmiger Gestalt ebenfalls in Vacuolen der Nierenzellen von *Anodonta* vorfand, sind schon bei früherer Gelegenheit zitiert worden.

In meinen Schnittpräparaten hatten sowohl die Kristalle des Indigocarmins wie die des wasserlöslichen Methylenblau entweder eine

unregelmäßige eckige Form oder die Gestalt einer Kugel. Ihre Volumen schwankten zwischen denjenigen der Nierenzellen-Granula bis zu $^2/_3$ Kerngröße. Sie erfüllten nie eine ganze Zelle, sondern lagen meist vereinzelt je in einem Zellkörper; nur die kleineren Kugeln traf ich manchmal zu mehreren in einer Zelle an, und zwar waren sie dann stets in einem Kreise angeordnet, wobei sie sich gegenseitig berührten. Daß sie von einer größeren Vacuole umgeben waren, konnte ich nicht feststellen.

Sie wurden sowohl wenige Tage, wie auch mehrere Wochen nach der erfolgten Injektion in den Nierenzellen und im Nierenlumen angetroffen.

Ich kann somit die von Kowalewsky und Emeljanenko beschriebene Tatsache, daß nach einer Injektion von Indigocarmin in den Epithelzellen der Niere von *Anodonta* Farbkristalle angetroffen werden, bestätigen. Ihre Form war jedoch in meinen Präparaten weniger spindelförmig als kubisch oder kugelig, auch schienen sie nicht in größeren oder kleineren verschiedenartigen Vacuolen zu liegen, desgleichen nicht zusammen mit Harnconcrementen in den Leydigschen Secretbläschen, sondern sie waren anscheinend stets direkt vom Plasma umschlossen, ohne daß hierbei eine bestimmte Differenzierung desselben in Erscheinung trat. Die Kristalle und Kugeln hatten die Größe der primären Granula bis zu einem Volumen, das beinahe einem Zellkern entsprach. Ob die mehrfach vorhandene Anordnung der kleineren Farbkugeln, die sich gegenseitig berührend in Kreisen angeordnet waren, mit den früher beschriebenen Gebilden zu homologisieren ist, wo eine Anzahl sekundärer Granula in gleicher Weise um eine Vacuole herum saßen, kann ich nicht angeben. Genau dieselben Bilder erhielt ich nach Methylenblau-Injektionen.

Daß die Farbstoffe nicht einfach als Fremdkörper in den Zellen lagen, sondern irgendwie organisch an das Plasma gebunden waren, geht daraus hervor, daß sie, die doch beide wasserlöslich sind, selbst nach einer Behandlung mit Eisenhämatoxylin nicht ausgewaschen wurden.

b. Excretion durch Lymphocyten.

Als eine zweite Art excretorisch tätiger Zellen des Nierengewebes stellen sich die Lymphzellen des Blutes dar. Sie transportieren sowohl Stoffwechselprodukte, die anscheinend für den Organismus der Muschel unbrauchbar sind, wie auch in den Fuß des Tieres eingespritzte Farbstoffelemente durch den Epithelverband der Niere nach außen.

α. **Literaturangabe.**

Derartige Vorgänge, daß sich Blutzellen mit Stoffwechselprodukten, Fremdkörpern und dergleichen mehr beladen und mit dieser Fracht aus dem Organismus auswandern, sind vielfach beschrieben worden. Auch bei Lamellibranchiaten wurden sie beobachtet von Chatin (1896), De Bruyne (1896), Cuénot (1891), und Rassbach (1912), so daß ihnen Fürth (1903) für diese Tierklasse die Bedeutung eines normalen Excretionsprozesses zuschreibt. Die Lymphocyten dringen hier durch das gesamte Körperepithel nach außen.

Das Durchwandern durch das Nierenepithel wird meines Wissens nur von Krahelska näher beschrieben. Zwar bildet Todaro (1902) Lymphocyten aus dem »mesenchyme rénal« von Salpen ab, welche mit Stoffen beladen sind, die eine Murexidprobe als Harnsäure erkennen läßt, und Bruyne (1896) beschreibt die gleichen Zellelemente im Epithel der Niere von *Anodonta*, die hier ebenfalls Concremente enthalten, welche denen der Nierenzellen sehr ähnlich sehen, aber irgendwelche näheren Angaben über die Art und Weise der Auswanderung werden in beiden Fällen nicht gemacht.

Über die Struktur der Blutkörperchen von *Anodonta* im allgemeinen finden wir bei Kollmann (1908) eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur, die durch eigne Untersuchungen dieses Forschers geprüft und ergänzt ist. Es scheint, daß man im Plasma dieser Lymphocyten, wie es schon Griesbach (1883) getan hat «un reseau inerte» und «une substanze unissante et contractile» unterscheiden kann; die Pseudopodien, welche aus der zweiten Substanz bestehen sind nach der Meinung von Kollmann entgegen andrer Ansichten »lobopodes«.

Die Angaben, ob man die Lymphocyten von *Anodonta* nach ihrer Gestalt, Größe und ihrem Gehalt an verschiedenartigen Granulis und sonstigen Einschlüssen in mehrere Klassen einteilen muß, oder ob das mannigfache Aussehen dieser Blutkörperchen nur eine Folgeerscheinung ihres Alters und ihrer augenblicklichen Tätigkeit ist, sind sehr verschieden. Es würde zu weit führen, alle Einzelansichten anzuführen, da eine Kritik und ein Urteil ohne sehr eingehende eigne Beobachtungen natürlich ausgeschlossen ist. Kollmann ist der Meinung, daß alle Lymphocytenarten, auch die sieben verschiedenen Typen, welche De Bruyne aufgestellt hatte, «des états d'évolution d'un seul et unique élément« sind. Er glaubt, dass die jungen Lymphocyten diejenigen seien, die nur eine geringe Größe, einen dicken Kern und wenig Plasma besitzen, in dem durchsichtige Kügelchen liegen (globules hyalines). Die Masse des Protoplasmas vergrößert sich dann, während der Kern zunächst noch keine Veränderungen aufweist, bis auch dieser eine andre Gestalt annimmt, sich lappt und selbst in Stücke zerteilt. Noch in ihren Jugendstadien treten in manchen Zellen Granulationen auf, die an Zahl und Größe zunehmen, bis sie schließlich den ganzen Protoplasmakörper anfüllen. Nach Gutheil (1912) und Rassbach (1912) sind die Lymphocyten von *Anodonta* vor allem daran zu erkennen, daß ihr Kern nie einen Nucleolus besitzt.

Auch bei den weißen Blutzellen der Vertebraten steht die Anschauung Ehrlichs (1897), der dieselben nach ihrem Gehalt an verschieden tingierbaren Granulis in Klassen eingeteilt wissen will (siehe Weidenreich, S. 535—536), derjenigen andrer Forscher gegenüber, die eine derartige Unterscheidung nicht machen wollen. So ist Weidenreich (1909) der Meinung, daß der Entwicklungsgang aller granulierten Leucocyten der sei, (S. 766) »daß sie aus granulafreien

Zellen vom morphologischen Typ der »Lymphocyten« entstehen, indem in dem basophilen Plasma die entsprechenden Granula erst spärlich, dann reichlicher auftreten«. Diese Ansicht dehnt er auf die weißen Blutkörperchen aller Tierklassen aus (S. 861).

In der schon früher mehrfach zitierten Abhandlung DUESBERGS (1911) über das Vorkommen von Plastosomen und die Rolle und Bedeutung dieser Elemente, werden auch die weißen Blutzellen behandelt. DUESBERG glaubt, daß die in den verschiedensten Formen von Blutzellen beschriebenen Plastosomen-ähnlichen Gebilde tatsächlich für Plastosomen angesehen werden müssen. Nähere Einzelheiten können hier nicht berücksichtigt werden, es galt nur die jetzt folgenden Beobachtungen nicht nur mit den speziellen Befunden über die Blutkörperchen der Lamellibranchiaten, sondern auch mit den umfassenderen neueren Betrachtungen über die weißen Blutzellen im allgemeinen, in Beziehung zu bringen.

β. Eigne Befunde.

1. Lymphocyten in den Blutlacunen des Nierengewebes.

In den Fig. 75—81 sind sieben Lymphocyten dargestellt, welche das verschiedene Aussehen dieser Zellen veranschaulichen, das sie nach meinen Beobachtungen in den Blutlacunen des Nierengewebes haben.

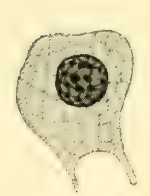


Fig. 75.
Lymphocyt aus den Lacunen einer Nierenfalte ohne Einschlüsse im Plasma. Vergr. 1248.

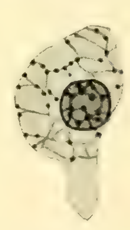


Fig. 76.
Dasselbe wie Fig. 75. Granulabesetzte Faserstränge im Plasma sichtbar. Vergr. 1248.

Es finden sich da Lymphocyten ohne irgendwelche Einschlüsse und besondere Differenzierungen des Plasmas (Fig. 75). Sie haben eine amöboide Form, einen kugeligen Kern mit sehr zahlreichen und ziemlich großen Chromatinkörnchen, die durch ein feines Liningerüst miteinander verbunden sind. Ein Nucleolus ist nicht wahrnehmbar. Das Protoplasma zeigt eine feine netzförmige Struktur, die nur in den ziemlich schmalen aber immer lappenförmigen Pseudopodien nicht zu erkennen war. Die Form dieser Zellen ist spindelförmig bis kugelig und sehr variabel, ebenso die Masse des Plasmas; es fanden sich Lymphocyten, deren ganzes Volumen nur ein kleiner Bruchteil desjenigen war, der hier gezeichnet ist. Der Kern besaß stets Kugelgestalt.

Die amöboide Form und die Größenverhältnisse des Lymphocyten der Fig. 76 kehren in den folgenden Abbildungen wieder, nur die feinere Struktur des Plasmas und des Kerns sind andere, ebenso die Gestalt des letzteren; außerdem erscheinen Differenzierungen des Plasmas und Einschlüsse mannigfacher Art.

So erkennt man in dem Lymphocyten der Fig. 76 neben dem ku-

geligen Kern mit seinen gleichartigen Chromatinkörnchen ein grobmaschiges Gerüstwerk aus breiten Fasersträngen, die mit zahlreichen stärker tingierten Granulis besetzt sind. Die bedeutend größere Zelle in der nächsten Figur (77) ist angefüllt mit einer Menge schwarzer und größerer Granulis, zwischen denen eine feinmaschige Struktur des Plasmas schwach in Erscheinung tritt. Die Pseudopodien sind heller als der übrige Zellkörper, die Form des Kerns nicht mehr vollkommen kugelig. Es fanden sich jedoch auch Lymphocyten, in denen viel zahl-

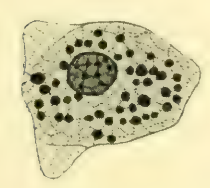


Fig. 77.
Dasselbe wie Fig. 75. Feines Netzwerk im Plasma. Größere (sekundäre) Granula. Vergr. 1248.

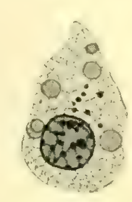


Fig. 78.
Dasselbe wie Fig. 75. Neben wenigen kleineren (primären) Granulis gelbe Secretkugeln im Plasma.

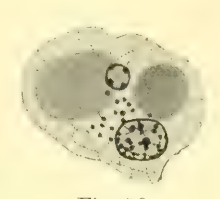


Fig. 79.
Dasselbe wie Fig. 75. Im Plasma kleine Granula, zwei große gelbe Secretkugeln und eine mit vier Granulis besetzte Vacuole. Vergr. 1248.

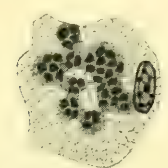


Fig. 80.
Dasselbe wie Fig. 75. Im Plasma zahlreiche kleine kristallinische Concremente.

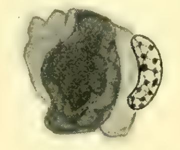


Fig. 81.
Dasselbe wie Fig. 75. Der Lymphocyt führt einen großen heterogenen gelbbraunen Klumpen mit sich. Kern bohnenförmig.

reichere kleinere oder nur wenige größere schwarze Granula lagen, während die Plasmastruktur und die Form des Kerns die gleichen waren. Alle beschriebenen Granulaformen erwiesen sich als eosinophil.

Die folgenden Lymphocyten enthalten gelbliche Elemente, die in denen der Fig. 78 und 79 Kugelgestalt besitzen; auch haben die Kerne hier noch die gleiche Form, wie in den vorhergehenden Zellen und eine sehr ähnliche Chromatinverteilung. Das Plasmanetzwerk des ersteren Lymphocyten ist feinmaschiger als das des zweiten; ebenso sind die gelben Kugeln hier kleiner und zahlreicher als dort. In beiden Zellen erkennt man außerdem noch kleine eosinophile Granula, die in der Mitte des Zellkörpers in geringer Menge lokalisiert schienen. Endlich fällt in dem Lymphocyten Fig. 79 ein ähnliches Gebilde auf, wie es

früher in den Nierenzellen der Fig. 69 und 70 beschrieben wurde; die Haut einer mittelgroßen Vacuole, deren Inhalt keine Farbe annahm, ist mit vier schwarzen Granulis besetzt, die den übrigen homologen Elementen dieser Zelle in Form und Aussehen vollkommen gleichen.

Aus den Fig. 80 und 81 wird ersichtlich, daß der Kern der Lymphocyten auch andere Gestalten annehmen kann; er ist hier einmal ellipsoid, einmal sehr ausgeprägt bohnenförmig. Ja, seine Krümmung nimmt zuweilen in den stark »befrachteten« Zellen so sehr zu und sein Dickendurchmesser derart ab, daß man von sichelförmigen Kernen reden kann. Die gelben Elemente, mit denen die beiden letzten Lymphocyten beladen sind, müssen ihrem ganzen Charakter nach als Harnconcremente bezeichnet werden. Sie sind in der Fig. 80 ziemlich zahlreich und haben die Form kleiner unregelmäßiger Kristalle; in der Fig. 81 bilden sie einen großen sehr unregelmäßigen unhomogenen Klumpen mit vielen Höckern und Auswüchsen. Das Zellplasma erscheint in diesem Falle nur noch als ein ganz dünner Überzug, der in der Nähe des Kerns kaum zu sehen ist.

Die allgemeinen Angaben über die Blutkörperchen von *Anodonta* finde ich demnach bestätigt. Ihre Gestalt ist amöboid, die Pseudopodien lobopod, das Plasma zeigt eine netzförmige Struktur, der Kern nie einen Nucleolus. Alle von DE BRUYNE und KOLLMANN angegebenen verschiedenartigen Einschlüsse ließen sich im Innern der Zellen erkennen.

Nach den Ansichten von KOLLMANN und WEIDENREICH würde der Lymphocyt in der Fig. 75 wohl ein Jugendstadium dieser Zellart darstellen und die andern ältere aus einer ähnlichen Form hervorgegangene Zellen. Ihre Plasmamasse hätte sich vermehrt, während gleichzeitig verschiedene Granulationen und Einschlüsse in immer wachsender Anzahl in derselben auftraten.

Die gezeichneten Bilder sollen, wie dies auch schon ausgesprochen wurde, nur die hauptsächlichsten Typen der Lymphocyten aus den Blutlacunen der Niere veranschaulichen; es finden sich dazwischen die mannigfachsten Abstufungen, Übergänge und Variationen. So gibt es Zellen, in denen neben einer Menge kleiner schwarzer (eosinophiler) Granula eine gleiche oder verschiedene Anzahl gelber Kugeln von demselben Volumen liegen; das nämliche gilt für größere ellipsoide oder kugelige Elemente beiderlei Charakters. Auch Elemente, die bei Eisenhämatoxylinfärbung eine gelbe Innen- und eine schwarze Außenzone aufweisen, kommen vor; endlich können die mit Excretballen der verschiedensten Form und Struktur vollgepfropften Lymphocyten eine

Größe erreichen, welche die der bisher dargestellten um ein Vielfaches übertrifft. Wir werden darauf im nächsten Abschnitt noch ausführlicher eingehen. Auch fand ich, daß manchmal mehrere Lymphocyten gemeinsam einen Excretklumpen zu transportieren schienen, zu welchem Zweck sie anscheinend ein Syncytium gebildet hatten.

Nach allen diesen dargelegten Befunden drängte sich mir der Gedanke auf, daß die Lymphocytenbilder in der Reihenfolge, wie sie gezeichnet und besprochen worden sind, sehr große Ähnlichkeiten aufweisen mit den früher geschilderten Excretionsstadien der Nierenzellen. Da ich ferner stets nur solche Zellen im Epithel der Niere antraf, welche entweder jene großen unregelmäßigen und unhomogenen gelb und bräunlich gefärbten Excretklumpen oder eine Menge jener kleinen meist helleren Kristalle enthielten, so bin ich versucht, hieraus den Schluß zu ziehen, daß diese letzteren Elemente die eigentlichen unbrauchbaren Stoffe darstellen, welche aus dem Organismus der Muschel ausgeschieden werden. Demgemäß sind die andern Elemente in den Lymphocyten der Blutlacunen wohl als solche im Entstehen begriffene Excrete aufzufassen. Sie gleichen, wie schon gesagt, im Bau des einzelnen wie in ihrer Anordnung sehr den Bildungsstadien der Harnconcremente in den Nierenzellen des Organes, genau wie die endgültig durch die Lymphocyten nach außen geschafften Excrete den »reifen« Concrementen des Nierenepithels. So komme ich zu der Meinung, daß die Bilder 75—81 in der Reihenfolge, in der sie gezeichnet und besprochen worden sind, die aufeinanderfolgenden Phasen des Prozesses veranschaulichen, wie die Lymphocyten aus der Blutflüssigkeit die auszuscheidenden Stoffe aufnehmen und in ihrem Körper speichern.

Genau wie dies früher für die Nierenzelle beschrieben wurde, scheinen sich auch hier im Plasma zunächst verzweigte Faserstränge zu differenzieren, auf denen feine eosinophile Granula (primäre Granula) zutage treten (Fig. 76). Die Zahl und das Volumen dieser Gebilde vermehrt sich (Fig. 77), es erscheinen erst kleinere, dann größere Secretkugeln von homogener Beschaffenheit und gelblicher Farbe. Zuweilen finden sich auch granulabesetzte Vacuolen mit hellem Inhalt (Fig. 79), die vielleicht die eigentliche formative Tätigkeit der Granula bei der Bildung der Secretkugeln erkennen lassen. Die letzteren werden entweder größer und verschmelzen zu unregelmäßigen und unhomogenen Ballen von oft außerordentlichen Dimensionen (Fig. 81) oder sie wandeln sich in kleine kristallinische Concremente um (Fig. 80). In diesen Stadien scheinen dann die Lymphocyten sich an das Bindegewebe,

welches sich unter dem Nierenepithel in nur geringer Mächtigkeit hinzieht, anzulegen.

2. Die Auswanderung der Lymphocyten durch das Nierenepithel.

Ehe hier die eigenen Befunde geschildert werden, muß noch etwas näher auf die gleichen Vorgänge eingegangen werden, die KRAHELSKA (1910) bei *Helix* beobachtet hat.

Die Forscherin fand dicht über der Basalmembran, aber schon im Bereich der Drüsenzellen Lymphocyten liegen, die (S. 418) »von unregelmäßigen Körnchen oder größeren Klumpen der braunen lichtbrechenden Substanz« erfüllt waren. Diese Bilder schienen für eine aktive Einwanderung zu sprechen, wobei die Basalmembran der Nierenzellen durch die Blutzellen stellenweise aufgelöst werden muß. KRAHELSKA sagt (S. 419): »Eine Aufspeicherung von Excretstoffen und Übergabe derselben an die Nephrocyten seitens der runden Blutzelleu ist mir niemals zu Gesicht gekommen . . . Die aktive Beförderung der Excretkörnchen durch die Amöbocyten findet hier nämlich ihre Grenze im Zelleib der Nephrocyten. Man kann sie nur in basalen Zellteilen sehen; hierher gelangt, müssen sie einer degenerativen Rückbildung und Auflösung unterliegen, um sodann samt den von ihnen hierher gebrachten braunen Körnchen vom Protoplasma der Nephrocyte zu dem definitiven Harnkörperchen umgearbeitet zu werden oder aber, die Basalmembran in umgekehrter Richtung durchtretend, zurück in die Faltenlacunen gelangen«. Einen Beweis für diese letzte Annahme erbringt KRAHELSKA nicht.

Obwohl nun GUTHEIL (1912) auch bei *Anodonta* an einer Reihe von Bildern eine Einwanderung von Lymphzellen in Epithelzellen des Darms und desgleichen eine Rückwanderung aus denselben beschrieben hat, so konnte ich dergleichen Vorgänge im Nierenepithel doch nie mit Sicherheit als solche erkennen. Die Lymphocyten sind hier mit Excretballen beladen, deren Volumen dasjenige der Nierenzellen meistens weit übertrifft, so daß ein echter intracellulärer Aufenthalt der ersteren in den letzten fast ausgeschlossen erscheint. Dagegen fand ich sehr viele Stellen des Nierenepithels, an denen man das intercelluläre Durchwandern der excretbeladenen Lymphocyten sehr deutlich erkennen konnte. Auch gab es Bilder, die auf eine Rückwanderung der leeren Lymphzelle nach der Abgabe ihres Excretballens an das Nierenlumen hindeuteten.

So zeigt die Fig. 82 einen Lymphocyten, der sich anscheinend

von der Blutlacune her durch das Bindegewebe gedrängt hat und nun zwischen diesem und den Epithelzellen liegt, deren basale Begren-

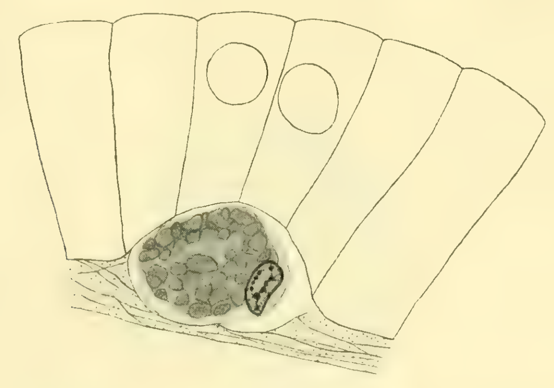


Fig. 82.
Lymphocyt mit kristallinischen dunkelgelben Concrementen zwischen Bindegewebe und Nierenepithel. Vergr. 1248.

zung eine große Einbuchtung aufweist. Die Lymphzelle selbst hat eine rundliche Gestalt und ist vollkommen von einem Haufen dunkelgelber, kugelförmiger Concremente angefüllt, die keinerlei Struktur in dem sie umgebenden Plasma erkennen lassen. Der Kern besitzt eine unregelmäßige Gestalt, in dem Schnittbild ist eine kleine Lappung zu erkennen.

In der folgenden Abbildung (Fig. 83) ist ein andrer Lymphocyt bereits weiter in das Epithel selbst hineingewandert, wobei er die benachbarten Nierenzellen auseinandergedrückt hat und sich nun durch die deutlich sichtbare Intercellularlücke hindurchzwängt. Auch diese Lymphzelle ist von kugeliger Form und beladen mit größeren und kleineren unregelmäßigen dunkelgelben Concrementen, die zumeist eine Zusammensetzung aus kleineren Elementen sichtbar werden lassen. Die Intercellularlücke klafft gegen das Nierenlumen mit einer schmalen Öffnung. Die Gestalt des Kerns ist ellipsoid.

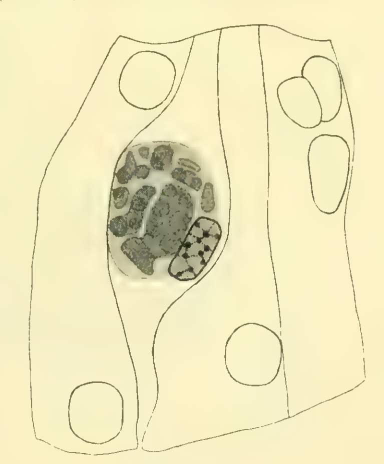


Fig. 83.
Lymphocyt mit ähnlichen Einschlüssen wie in Fig. 82 zwischen die Nierenzellen gezwängt. Die Intercellularlücke kommuniziert anscheinend mit dem Nierenlumen.

Wie sehr das Aussehen der ins Nierenepithel eingewanderten Lymphzellen im ganzen und das ihrer Einschlüsse wechselt, zeigt ein Vergleich

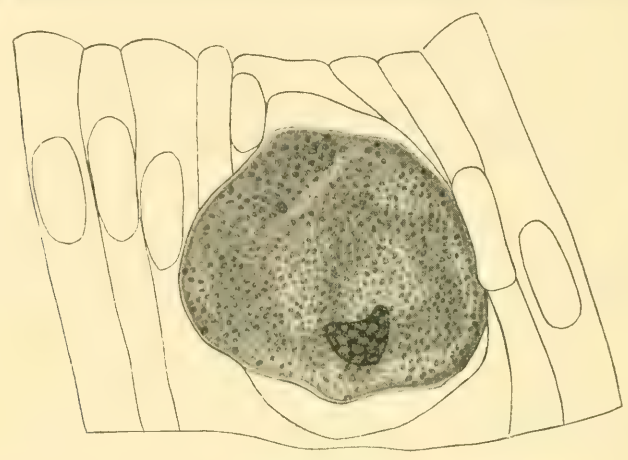


Fig. 84.

Lymphocyt mit einem 25 μ dicken grünlich-gelben Ballen, der aus sehr vielen kleinen rundlichen Elementen zusammengesetzt ist, zwischen den Nierenzellen. Kern in drei Lappen ausgezogen. Vergr. 1248.



Fig. 85.

Vier excretbeladene Lymphocyten nebeneinander im Epithel. Vergr. 1248.

zwischen den besprochenen Bildern und den Fig. 84 und 85. Der in der Fig. 84 dargestellte Lymphocyt war in fünf aufeinanderfolgenden

Schnitten getroffen, was einem Durchmesser von 25 μ gleichkommt. Er hat eine ganze Reihe von Zellen auseinandergedrängt und dieselben dann mitsamt ihren Kernen zu schmalen Gebilden zusammengepreßt. Seinen Inhalt bildet ein hellgelber, aus äußerst zahlreichen kleinen Körnchen zusammengebackener Klumpen, dem der in drei Lappen ausgezogene Kern in eigentümlicher Weise aufsaß. Diese Dreilappung ist neben der Bohnengestalt die häufigste Form, welche die meist stark chromatinhaltigen Lymphocytenkerne in derartigen Bildern aufweisen. In der Fig. 85 setzt sich die »Fracht« der dargestellten Lymphzellen aus den verschiedenartigsten größeren und kleineren Elementen zusammen; sie sind teils kugelig, kubisch oder prismatisch, teils gebogen, gekrümmt oder ganz unregelmäßig und unsymmetrisch. Auch in der Farbe gibt es die verschiedensten Abstufungen. Bei Verwendung von Eisenhämatoxylin erschienen manche Excretballen hellgelb, gelb, bräunlich und grünlichgelb, andre wieder zeigten alle Nüancen von grau bis blauschwarz. Die Mannigfaltigkeit dieser Formen und Farben war in den vielen geschnittenen Epithelien außerordentlich groß.

Aus den Fig. 83 und 84 geht weiter hervor, daß hier der Plasmaleib des Lymphocyten sich nicht den auseinandergedrängten Epithelzellwänden anschmiegt, sondern, daß zwischen diesen und ihm selbst eine helle Zone liegt, das Lumen der Intercellularlücke.

Daß die excretbeladenen Lymphzellen hier in der Niere tatsächlich von den Blutlacunen her in das Epithel hineinwandern und nicht etwa umgekehrt erst leer hineingehen und dann mit Concrementen angefüllt wieder zurückkommen, wird meiner Ansicht nach dadurch bewiesen, daß man wenige Zeit nach einer Farbstoffinjektion in den Fuß der Muschel Lymphocyten im Nierenepithel vorfindet, welche neben den beschriebenen Excretballen auch Farbstoffe enthalten, während in den Nierenzellen diese letzteren noch nicht zu erkennen sind (s. Fig. 94). Diese Befunde, auf die im nächsten Kapitel noch näher eingegangen wird, lassen sich doch wohl nicht anders deuten, als daß die Lymphzellen neben den geschilderten Concrementen sich auch noch mit den in der Blutflüssigkeit vorhandenen Farbstoffen beladen haben und nun beide, Concremente und Farbstoffe zusammen, nach außen schaffen. Daraus kann dann weiter geschlossen werden, daß auch der Weg der nur mit natürlichen Concrementen befrachteten Lymphzellen in derselben Richtung verläuft.

In der Fig. 85 ist zwischen dem am weitesten distalwärts gelegenen Lymphocyten und dem Nierenlumen nur noch ein ganz schmaler Streifen Epithel vorhanden. Auf andern erhaltenen derartigen Bildern waren

die Nierenzellen, zwischen denen die Lymphzellen lagen, an der Stelle, wo sonst die Schlußleisten eine feste Verbindung herstellen, getrennt, so daß die Intercellularlücke direkt mit dem Nierenlumen kommunizierte, wie dies in der Fig. 86 schematisch dargestellt ist. Dann tritt der Lymphocyt heraus, die Lücke bleibt aber noch eine Zeit lang sichtbar (Fig. 87), bis sich die benachbarten Nierenzellen wieder dicht aneinanderlegen.

Es fanden sich Stellen in den Epithelien, die darauf hindeuteten, daß größere Excretballen der Lymphzellen sich wohl manchmal in kleinere Bestandteile auflösen noch ehe die Auswanderung aus dem Epithelverband vollendet ist. Im Nierenlumen fanden sich dicht über den Nierenzellen liegend sowohl Lymphzellen in der gleichen eben geschilderten Gestalt wie zwischen diesen Zellen mit meist degenerierten

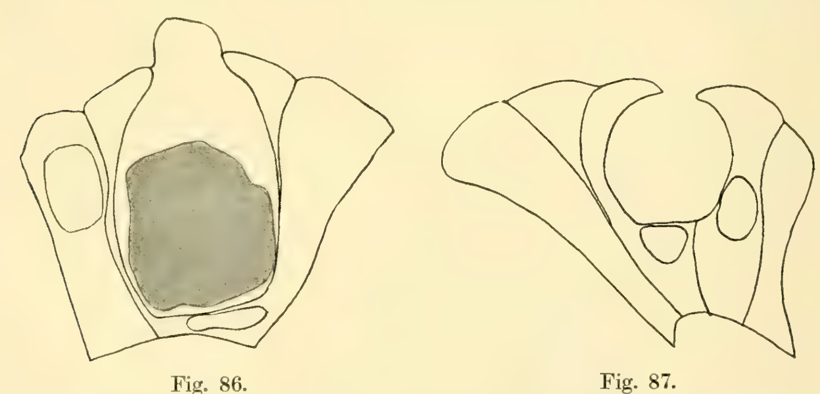


Fig. 86.
Excretballen eines Lymphocyten in einer Intercellularlücke. Vergr. 1248.

Fig. 87.
Eine gegen das Nierenlumen klaffende Intercellularlücke ohne Inhalt. Vergr. 1248.

Kernen, wie auch Excretballen von derselben Form wie die verfrachteten ohne den einschließenden Lymphocyten.

Einen Eintritt fester Concremente, die nicht an eine Lymphzelle gebunden waren, in das Nierenepithel, wie dies Krahelska bei *Helix* beschrieben hat, konnte ich bei *Anodonta* nicht beobachten. Dagegen schien mir die Vermutung, die dort ausgesprochen ist, daß nämlich die Lymphocyten nach Abgabe ihrer Fracht leer in die Blutlacunen zurückwandern, hier Tatsache zu sein, allerdings mit dem Unterschied, daß die Lymphzellen nicht in eine Nierenzelle hineingelangen und dort ihre Concremente abladen, sondern daß sie sich auch in diesem Falle zwischen die Epithelzellen in die Intercellularlücken drängen.

So erkennt man in der Fig. 88 eine schmale derartige Lücke, in welcher nur noch ein kleines dunkelgelbes Concrement vereinzelt liegt,

während an dem basalen Ende, schon zum größten Teil im Bindegewebe, ein Lymphocyt mit wenig Plasma und ohne irgendwelche Einschlüsse liegt. Das Ganze macht den Eindruck, als habe diese Lymphzelle ihre Fracht in der Intercellularlücke abgegeben, von wo aus sie nach außen in das Nierenlumen gelangte und er selbst sei nun auf der Rückwanderung in die Blutlacune begriffen. Es würden also auf diese Weise die Lymphocyten dem Organismus erhalten bleiben.

Die geschilderten Vorgänge schienen sich in den geschnittenen Nierenepithelien in verschiedener Häufigkeit abzuspielen. Manchmal waren in einem ganzen Querschnitt durch die Niere nur vereinzelte excretbeladene Lymphocyten, die zwischen den Nierenzellen lagerten, anzutreffen, zuweilen jedoch in ganz außerordentlich großer Anzahl. Meistens wanderte an einer bestimmten Stelle nur eine einzelne Lymphzelle durch das Epithel, doch kam es auch häufiger vor, daß zwei, drei oder vier in allernächster Nähe, durch keine Nierenzelle mehr voneinander getrennt, das Epithel durchbrachen (s. Fig. 88).

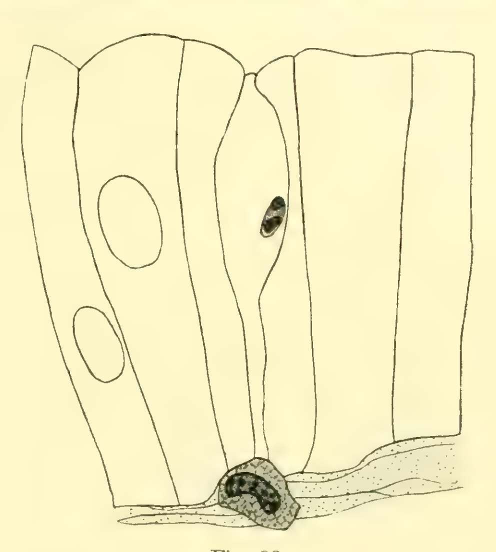


Fig. 88.
Lymphocyt, der anscheinend nach Abgabe seiner mitgeführten Concremente leer aus der Intercellularlücke ins Bindegewebe zurückwandert. Vergr. 1248.

Ob bei diesem Hindurchtreten der Lymphocyten mitunter die benachbarten Nierenzellen geschädigt wurden, so daß sie vielleicht abstarben, konnte ich nicht genau entscheiden; in einigen Präparaten hatte es den Anschein.

3. Farbstoffausscheidung durch Lymphocyten, welche durch das Nierenepithel hindurchtreten.

Die Ausscheidung von injizierten Farbstoffen aus dem Körper der Muschel durch Lymphocyten, welche von den Blutlacunen des Nierengewebes her zwischen den Nierenzellen hindurch in das Lumen der Niere wandern, ist schon an verschiedenen früheren Stellen, namentlich aber in den beiden vorhergehenden Kapiteln dieses letzten Abschnittes

besprochen worden. Es wurde gleichfalls auch schon erwähnt, daß ich die Art und Weise, wie die betreffenden Farbstoffe in dem Körper der Lymphzelle gebunden sind, nicht näher untersuchen konnte; sicher ist nur, daß dieselben, obwohl ursprünglich wasserlöslich, bei der Behandlung der Schnitte auch durch längeren Aufenthalt im Wasser nicht mehr ausgewaschen wurden.

Die Form und Gestalt der in den Lymphzellen des Nierengewebes

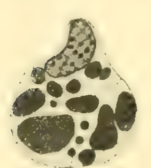


Fig. 89.

Lymphocyt aus den Blutlacunen des Nierensackes mit rundlichen Farbconcrementen. Vergr. 1248.

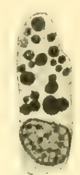


Fig. 90.

Dasselbe wie Fig. 89.

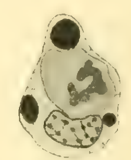


Fig. 91.

Dasselbe wie Fig. 89. Neben größeren Farbkugeln liegen gelbe Concremente im Plasma. Vergr. 1248.

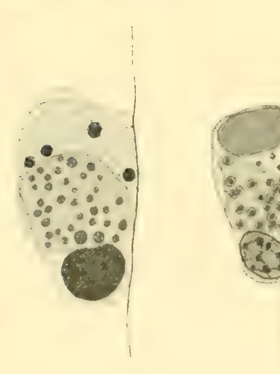


Fig. 92. Fig. 93.

Zwei Schnitte durch einen Lymphocyten, der sich an das Bindegewebe unter dem Nierenepithel angelagert hatte. Im Plasma gelbe Concremente, Granula und Farbstoffe.

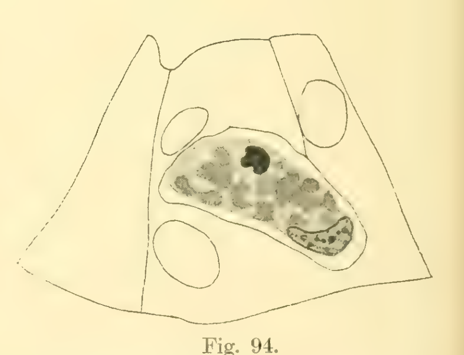


Fig. 94.

Lymphocyt mit gelben, kristallinischen Elementen und Farbstoffen, der zwischen die Nierenzellen gewandert ist. Vergr. 1248.

gespeicherten Farbstoffe war sehr verschieden. Die in der Fig. 89 dargestellte Zelle enthält kleinere und größere kugelförmige und ellipsoide Körper aus Methylenblau, die in der Zeichnung durch unverdünnte Tusche tiefschwarz gehalten sind; in der Fig. 90 sind es lauter zum Teil gleichgroße Kugeln. Diese beiden Lymphocyten hatten sich nur mit Farbstoffen beladen, welche Art der Ausscheidung ich am häufigsten antraf. Manchmal lagen an einer Stelle einer Blutlacune 25 und noch mehr derartige Lymphzellen dicht aneinandergedrängt zusammen.

Die Fig. 91 zeigt dann einen Lymphocyten, der außer drei Farbstoffkugeln auch noch dunkelgelbe unregelmäßige Concremente mit sich führte. In den Fig. 92 und 93 endlich, die zwei aufeinanderfolgende Schnitte ein und derselben der Basis des Epithels anliegenden Lymphzelle veranschaulichen, erkennt man sowohl einen ellipsoiden dunkelgelben Körper wie auch mehrere kleinere und eine sehr große Farbstoffkugel und außerdem eine ganze Reihe gleichgroßer schwarzer Granula, die in der Fig. 93 in ihrer äußeren Zone etwas verquollen erschienen. Sie lagen in einer homogeneren Grundsubstanz eingebettet. In dieser Anordnung der drei Elemente: Farbstoffe, hell- oder dunkelgelbe Concremente und Granula, gab es die mannigfaltigsten Variationen.

Zum Schluß sei noch auf die Fig. 94 hingewiesen, in der ein Lymphocyt gezeichnet ist, welcher neben einer großen Zahl dunkelgelber Concremente auch einen unregelmäßigen, doch rundlichen Farbkörper enthält und der mit dieser Fracht im Begriffe ist, das Nierenepithel zu durchwandern.

Bei den Versuchen mit Indigocarmin erhielt ich ähnliche, aber nicht ganz so zahlreiche und schöne Bilder. Nach den Fütterungen der Tiere mit Griesmehl und Karmin fand ich nur in den Lacunen der Nierenfalten Lymphzellen, welche das Karmin in Kugelform aufgenommen hatten.

3. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Physiologie der Niere.

Obwohl nach den in der Literatur angegebenen Untersuchungen »die Frage, in welcher Form der Stickstoff aus dem Organismus der Muscheln durch die Niere eliminiert wird« (Fürth) noch nicht ganz geklärt ist, so kann man doch wohl nach den schon vorliegenden Resultaten und den Befunden bei den verwandten Gastropoden und Cephalopoden das Nephridialsystem der Lamellibranchiaten auch im vergleichend chemisch-physiologischen Sinne als eine »Niere« bezeichnen.

Die Hauptbestandteile der erhaltenen reinen und normalen Excretflüssigkeit der Niere waren Harnconcremente. Dieselben werden also normalerweise von den Nierenzellen ausgeschieden. Sie erleiden beim Übergang ins Nierenlumen keinerlei Veränderung, sie werden anscheinend nicht aufgelöst, nur vorhandene Konglomerate können in ihre Einzelbestandteile zerfallen.

Im Nierenlumen bilden sich dann wieder neue, größere Ansammlungen, die mit der Flüssigkeit des Lumens nach außen gelangen oder

sich mit anderen Bestandteilen desselben (Eiweiß, Schleim) zu Paketen zusammenschließen.

In den getrockneten Ausstrichen fanden sich sehr zahlreiche hellgelbe Würfel und ebensolche größere Tafeln. Ob zwischen diesen Gebilden und den Harnconcrementen ein Zusammenhang besteht, war nicht zu erweisen.

Wurden den Muscheln ohne Veränderung ihrer sonstigen Lebensverhältnisse Indigocarmin und wasserlösliches Anilinblau in den Fuß injiziert, so zeigten sich Ansammlungen des Farbstoffes in der Leber und der Niere.

Schon wenige Stunden nach erfolgter Injektion wurden große Farbstoffmengen im Sinus venosus und mit Farbstoffpartikeln beladene Leucocyten in den Lacunen der Niere festgestellt. Diese Erscheinung nahm mit der Länge des Zeitraums zwischen Injektion und Konservierung zu.

Nach wenigen Tagen fanden sich farbbeladene Blutkörperchen im Nierenepithel, ebenso hatten schon vereinzelte Nierenzellen Farbstoffe gespeichert. Am zahlreichsten waren diese Befunde mehr als zwei Wochen nach der Injektion.

Nach Fütterungen mit Carmin und Griesmehl wurden ebenfalls carminbeladene Leucocyten in den Lacunen der Nierenfalten angetroffen.

Es hat den Anschein, als gehe der Vorgang der Farbstoffausscheidung durch die Niere sehr langsam vor sich, desgleichen der normale Secretionsprozeß der Nierenzellen.

Morphologie der Excretion.

Die Granula der Nierenzellen scheinen lediglich bei der Bildung der Harnconcremente eine Rolle zu spielen.

Ein Zusammenhang zwischen den Harnconcrementen und ähnlich geformten und gefärbten Elementen, die im Bindegewebe des ganzen Muschelkörpers und in sämtlichen Außenepithelien gefunden wurden, in der Art, daß diese letzteren Gebilde aus den Nierenzellen in jene Körperregionen gelangen, erscheint mit Sicherheit ausgeschlossen. Dagegen spricht vornehmlich die durch Harnuntersuchungen erwiesene Ausscheidung der Harnconcremente aus den Nierenzellen in das Nierenlumen.

Die in Form und Farbe zum Ausdruck kommende Ähnlichkeit zwischen den Harnconcrementen und jenen andern Elementen beruht wahrscheinlich darauf, daß sie alle für den Haushalt des Organismus

wertlos gewordene Stoffwechselprodukte sind, die deshalb ausgeschieden werden.

Die verschiedenen typischen Bilder von Nierenzellen, die in einer sehr großen Anzahl gut konservierter Nierenepithelien gefunden wurden, wurden ihrer cytologischen Ähnlichkeit nach nebeneinandergestellt. Auf diese Art wurde ein Cyclus von Zellstadien erhalten, welcher die Bildung und Ausscheidung der Harnconcremente aus der Nierenzelle zum Ausdruck bringt und wahrscheinlicherweise zeigt, welche morphologischen Änderungen eine Nierenzelle von *Anodonta* während ihrer secretorischen Tätigkeit durchläuft.

Nach dieser Auffassung kann über die »Morphologie der Excretion« Folgendes gesagt werden:

a) Die Ausscheidung der Harnconcremente.

1. Sobald die Nierenzelle mit Harnconcrementen angefüllt ist, bildet sich der Zellbesatz (Bürstensaum und Geißeln) zurück und der Kern, der neben einem deutlich differenzierten Nucleolus eine ziemlich regelmäßige Verteilung mittelgroßer Chromatinkugeln erkennen läßt, rückt in den basalen Teil der Zelle, während deren distale Begrenzung sich vorwölbt.

2. Die einzelnen Concremente gelangen nacheinander nach außen, wobei sie keine merkliche Änderung ihrer Struktur erleiden. In der Zelle selbst tritt ein unregelmäßiges Netzwerk zutage, das sich mit Hämatoxylin und mit Mucicarminsäure tingiert. Größere Harnconcremente scheinen zuweilen in kleinere Bestandteile zerlegt zu werden.

3. Die secretleere, birnförmige Nierenzelle ist von einem feineren großmaschigen Wabenwerk durchzogen, basal liegt in homogenerem Plasma der Kern, in dessen Nucleolus man eine Doppelstruktur erkennen kann.

b) Die Regeneration der Nierenzelle und die Ausbildung der Granula oder Plastosomen.

1. In der Nähe des basalen Kerns treten in dem Plasmanetzwerk einige wenige kleine Kügelchen auf, die man ihrer mikrophysikalischen und mikrochemischen Eigenschaften wegen als Granula bezeichnen muß.

2. Das Gerüstwerk des Plasmas vermehrt sich, wobei einige Stränge die Tendenz zeigen, den Zellkörper seiner ganzen Länge nach zu durchqueren. Es treten mehr Granula in Erscheinung, der Kern rückt in die Mitte der Zelle und nimmt an Volumen zu, desgleichen der Nucleolus und die Chromatinkugeln.

3. Während die vorher birnförmige Zelle langsam eine mehr cylindrische Gestalt erlangt, nimmt die Vermehrung des Plasmawabenwerks erst basal, dann auch in der supranucleären Region immer mehr zu, bis schließlich die ganze Zelle von einem unregelmäßigen, sehr engmaschigen Plasma-Gerüstwerk erfüllt ist, in dessen sehr zahlreichen Knotenpunkten die Granula liegen. Die Chromiolen werden zahlreicher und nehmen eckige Formen an.

4. Schon in den letzten Stadien zeigt sich eine Verdickung der Zellkuppe, aus der sich die Basalkörperchen der Geißeln herauszudifferenzieren scheinen; jetzt treten Bürstensaum und Geißeln in Erscheinung und bilden sich aus. Der Nucleolus lagert sich distalwärts und tritt zuweilen in direkte Berührung mit der Kernmembran, die Chromatinverteilung wird unregelmäßig. Schließlich hat die Zelle vollkommene Cylindergestalt angenommen und in der supranuclearen Region zeigt sich ganz in der Nähe des Nucleolus ein dunkelbrauner heterogener Körper, die Bildung der Harnconcremente beginnt.

5. Das kräftige Protoplasmanetzwerk wird allmählich undeutlich, die Granula — zunächst noch in Längsreihen — liegen frei und nehmen an Größe zu, bis sie etwa das Volumen eines Nucleolus erreicht haben. Einen nahezu gleichen Umfang zeigen die sehr zahlreichen Chromatinkörner des Kerns, der jetzt sein größtes Volumen besitzt.

Die Wachstums- und Vermehrungsperiode der Granula ist beendet, sie scheinen jetzt an irgend einer Tätigkeit der Zelle teilzunehmen, wobei ihre Zahl langsam abnimmt. Sie müssen jetzt wohl im Sinne ALTMANNS als sekundäre Granula bezeichnet werden, im Sinne von MEVES als paraplastische Formationen.

c) Die Anfüllung der Nierenzelle mit Harnconcrementen.

1. Die reihenförmige Anordnung der sekundären Granula verschwindet im distalen Teil der Nierenzelle, die Granula liegen hier unregelmäßig zerstreut umher. Zwischen ihnen treten hellere und dunklere gelbe Elemente auf, die als fertige und in Bildung begriffene Harnconcremente angesehen werden müssen.

2. Die Zahl der Harnconcremente wächst, die der Granula nimmt langsam ab. Die letzteren liegen nur noch basal und entlang den Seitenwänden in Längsreihen. Im Protoplasma wird ein sehr feines Maschenwerk sichtbar. Der Bürstensaum ist sehr hoch und stark ausgebildet.

3. Die Verlagerung und Verminderung der Granula schreitet weiter fort. Der Kern rückt basalwärts, die Geißeln verschwinden, der Bürstensaum wird niedriger und dünner. Schließlich sind fast keine Granula

mehr zu erkennen; der Kern und die fein verteilten Chromatinkörner scheinen kleiner geworden. Die Zelle ist mit Harnconcrementen erfüllt.

Die Tatsache, daß die anfänglich sehr große Zahl der Granula mit der Vermehrung der Secretkörner ständig abnimmt, läßt darauf schließen, daß die Granula bei der Excretspeicherung der Zelle eine nicht unbedeutende Rolle spielen. Ihre Tätigkeit scheint zusammen mit derjenigen gewisser Vacuolen, die in den letzten geschilderten Phasen im ganzen Zellkörper auftreten, in folgenden morphologischen Erscheinungen zum Ausdruck zu kommen.

a) Die Masse eines Granulums wandelt sich langsam in die eines Harnconcrementes um: das Granulum wächst bis zur halben Größe eines Zellkerns heran und ändert dabei seine chemische Beschaffenheit in der Weise, daß die Farbreaktionen erst diejenigen der typischen Granula sind und dann allmählich in die der Harnconcremente übergehen.

b) Die Granula treten in eine formative Tätigkeitsbeziehung zu Vacuolen: Sie lagern sich in kleiner oder größerer Anzahl so an eine Vacuole an, daß dieselbe ganz mit ihnen besetzt ist. In der Vacuole erscheint allmählich ein hellgrauer oder hellgelber Inhalt, sie wächst, während die Granula an Größe abnehmen; die Vacuolenhaut scheint hierbei manchmal eine ziemlich große Wandstärke zu erlangen. Wahrscheinlich geht dieses Gebilde allmählich in eine Secretkugel über.

c) Um ein oder mehrere Granula sammelt sich das Excret, ohne daß die chemische Zusammensetzung der ersteren zunächst verändert wird. Das Ganze, erst kugelförmig oder ellipsoid wird allmählich unregelmäßig und größer und die strukturellen Verschiedenheiten im Innern verblassen.

Diese Arten der Excretbildung sind nur eine hypothetische Deutung der gefundenen verschiedenen Elemente. Zur Sicherstellung bedarf es eingehender Untersuchungen.

Die Epithelzellen eines Querschnittes der Niere lassen meist eine ähnliche Phase der Excretionstätigkeit erkennen.

Das Bild der Epithelien ist je nach dem Ernährungszustand der Muschel und nach der Jahreszeit, in der sie getötet war, verschieden, doch gelang es nicht, hierfür eine bestimmte Gesetzmäßigkeit aufzufinden. In manchen Epithelien waren alle Nierenzellen mit Concrementen jeglicher Bildungsphase zum Bersten angefüllt; dazwischen lagen oben eine Unmenge in gleicher Weise beladener Leucocyten.

Im Nierengangepithel finden sich die gleichen verschiedenartigen Zellbilder, wie sie oben geschildert und zu einander in genetische Beziehung gesetzt sind.

Die Ausscheidung von Farbstoffen durch die Nierenzellen.

Nach Injektionen von Indigocarmin und wasserlöslichem Anilinblau in den Fuß nahmen die Nierenzellen diese Farbstoffe auf und gaben sie an das Nierenlumen ab.

In den Zellen hatten die meist vereinzelt angetroffenen Farbstoffpartikel kubische oder kugelige Form. Sie schienen nicht allein und nicht zusammen mit Harnconcrementen in größeren oder kleineren verschiedenartigen Vacuolen zu liegen und hatten die Größe der primären Granula bis zu einem Volumen, das beinahe einem Zellkern entsprach.

Manchmal lagen mehrere kleinere Farbkugeln in Kreise angeordnet, wobei sie sich gegenseitig berührten, ähnlich wie die beschriebenen Secretgranula an den Vacuolen.

Die Farbstoffe mußten irgendwie organisch an das Zellplasma gebunden sein, denn sie wurden durch Wasser nicht mehr ausgewaschen.

Excretion durch Lymphocyten.

In den Blutlacunen des Nierengewebes finden sich sehr zahlreiche Lymphocyten von unregelmäßiger, amöboider Form und wechselnder Größe. Ihr Plasma läßt eine feine, netzförmige Struktur erkennen, der chromatinreiche Kern besitzt keinen deutlich differenzierten Nucleolus.

Das Plasma der Lymphocyten weist manchmal keinerlei Einschlüsse auf, meist sind jedoch die Zellen mit den mannigfachsten Elementen befrachtet. In einigen waren auf grobmaschigen Fasersträngen stärker tingierte kleine Granula zu erkennen, in anderen größere Granula auf feinerem Maschenwerk; beidemal waren die Granula eosinophil. In wieder anderen Lymphocyten lagerten neben vereinzelten eosinophilen Granulis kleinere und größere hell- oder dunkelgelbe kugelige Elemente; endlich gab es solche, die ganz angefüllt waren mit gelblichen Elementen von rundlicher und eckiger Gestalt, teils mehliger, teils kristallinischer Beschaffenheit. Vereinzelt zeigten sich auch Vacuolen mit ungefärbtem Inhalt, die mit mehreren Granulis besetzt waren.

In denjenigen Lymphocyten, die mit sehr zahlreichen Einschlüssen versehen waren und oft einen Durchmesser von etwa 25 μ erreichten,

hatten die Kerne meist die Form einer schmalen Sichel oder sie waren sehr stark dreigelappt.

Die große Ähnlichkeit in der ganzen inneren Struktur dieser verschiedenen Lymphocyten mit den verschiedenen Excretionsstadien der Nierenzellen und die Tatsache, daß im Epithel nur solche Lymphocyten angetroffen wurden, welche vollkommen erfüllt waren mit den gelben Einschlüssen der verschiedensten Gestalt, scheint darauf hinzudeuten, daß diese Elemente einen ähnlichen Charakter haben wie die Harnconcremente, also unbrauchbare Endprodukte des Stoffwechsels sind und daß ihre allmähliche Aufspeicherung im Plasma der Lymphocyten sich vielleicht in ähnlicher Weise vollzieht, wie die Bildung der Harnconcremente in den Nierenzellen.

Die verschiedenen Lymphocyten lassen sich dann in einer Reihe anordnen, die in derselben Weise, wie dies früher bei den Nierenzellen der Fall war, wahrscheinlich die einzelnen Phasen der Aufspeicherung veranschaulichen.

Danach scheinen sich auch hier zunächst im Plasma verzweigte Faserstränge zu differenzieren, auf denen feine eosinophile Granula zutage treten. Die Zahl und das Volumen dieser Granula vermehren sich, dann erscheinen erst kleinere, später größere Secretkugeln von homogener Beschaffenheit und gelblicher Farbe. Die zuweilen gefundenen granulabesetzten Vacuolen mit hellem Inhalt deuten auf eine formative Tätigkeit der Granula bei der Bildung der Secretkugeln hin. Die Letzteren werden entweder größer und verschmelzen zu unregelmäßigen und heterogenen Ballen von oft sehr großen Dimensionen, oder sie wandeln sich in kleine kristallinische Concremente um.

Die excretbeladenen Lymphocyten legen sich nun an das Bindegewebe unter dem Nierenepithel an und drängen sich erst durch dieses und dann zwischen die Nierenzellen. Dieselben werden auseinandergedrückt und der Lymphocyt gelangt so durch die Intercellularlücke nach außen.

Es hat den Anschein, als ob zuweilen — die betreffenden Bilder waren nicht sehr zahlreich — der Lymphocyt, nachdem er sich zwischen die Nierenzellen gedrängt, seine mitgeführten Concremente aus dem Plasma ausscheide, so daß dieselben allein in das Nierenlumen gelangen, während er selbst leer in die Blutlacunen zurückkehrt.

In manchen Nierenquerschnitten wurden nur wenige Lymphocyten im Nierenepithel angetroffen, in anderen hingegen eine sehr große Anzahl. Manchmal wanderten mehrere zugleich an ein und derselben Stelle durch das Epithel, zuweilen schienen auch mehrere ein

Syncytium zu bilden und einen Concrementballen gemeinsam fortzuschaffen.

Auch die injizierten Farbstoffe wurden von Lymphocyten durch das Nierenepithel nach außen gebracht.

Es fanden sich Lymphocyten, die nur Farbstoffe, meist in kugeliger Form, gespeichert hatten, dann andre, in deren Plasma die Farbstoffe neben Granulis von gleicher Größe und Gestalt lagerten, schließlich solche, in denen außer Farbstoffkugeln und Granulis auch gelbe Concremente zu erkennen waren.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, auf dessen Anregung ich diese Arbeit vornahm, für das stete gütige Interesse und seine jederzeit bereite Unterstützung meinen aufrichtigen Dank zu sagen. Auch dem Herrn Prof. Dr. E. Tönniges und Herrn Dr. Harms bin ich für vielerlei Ratschläge und Anregungen, die sie mir während der Ausführung der Untersuchung zuteil werden ließen, zu vielem Dank verpflichtet.

Marburg i. H., im Februar 1914.

Literaturverzeichnis.

1. V. Bauer, Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIX. 1904.
2. M. Bial, Ein Beitrag zur Physiologie der Niere. Pflügers Archiv. Bd. XLVII. 1890.
3. C. de Bruyne, Contributions à l'étude de la phagocytose. Arch. de Biol. T. XIV. p. 161—241. 1896.
4. J. Chatin, De la Phagocytose chez les Huitres. Compt. rend. T. CXXII. p. 487—490; 746—798. 1896.
5. L. Cuénot, Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. Invertébrés. Arch. Zool. expér. (2) V. IX. p. 13—123. Mollusca: p. 19—54. 1891.
6. — L'excretion chez les Mollusques Arch. Biol. T. XVI. 1899.
7. J. Disse, Harn und Geschlechtsorgane. Handbuch der Anatomie des Menschen. Herausgeg. von K. v. Bardeleben. Bd. VII. T. 1. 1902.
8. — Über die Veränderungen der Nierenepithelien bei der Secretion. Anat. Hefte. Bd. II. 1903.
9. J. Duesberg, Plastosomen, «Aparato reticolaro interno» und Chromidialapparat. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. XX. 1911.
10. P. Ehrlich, Über die specifischen Granulationen des Blutes. Verh. d. physiol. Ges. z. Berlin. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt. S. 571. 1879.

11. P. Emeljanenko, Über die Ausscheidung von Farbstoffen durch das Bojanussche Organ der Mollusken. Zeitschr. f. Biologie. Bd. LIII. 1910.

12. Ewald u. Kruckenberg, Goronowitsch, Über Besonderheiten der Guaninablagerung bei Fischen. Zeitschr. f. Biologie. Bd. XIX. 1883.

13. Br. Fleischer, Beiträge zur Histologie der Tränendrüse und zur Lehre von den Secretgranula. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. XXVI. 1904.

14. O. v. Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

15. E. Gorup-Besanez und F. Will, Guanin, ein wesentlicher Bestandteil gewisser Secrete wirbelloser Tiere. Annalen d. Chemie u. Pharm. Bd. LXIX. 1849.

16. A. Griesbach, Über den Bau des Bojanusschen Organes der Teichmuschel. Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Molluskenniere. Bonn 1876 und Archiv f. Naturg. Jahrg. 43. I. 1877.

17. A. B. Griffiths and H. Fellows, Chemico-biological examination of the organs of Bojanus in Anodonta. Chemical News. Vol. LI. 1885; Arch. zool. expér. (2). T. V. p. 29—30; Journ. Chem. Soc. 1885. p. 921.

18. A. Gurwitsch, Zur Physiologie und Morphologie der Nierentätigkeit. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XCI. S. 71—117. 1902.

19. F. Gutheil, Über den Darmkanal und Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIX. Hft. 3. 1912.

20. M. Heidenhain, Plasma und Zelle. I. u. II. Teil. Jena 1907.

21. H. Held, Beobachtungen am tierischen Protoplasma. 1. Drüsengranula und Drüsenprotoplasma. Arch. Anat. Phys., Anat. Abteilg. 1899. S. 284—312.

22. Fr. Henschen, Zur Kenntnis der blasenförmigen Secretion. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. XXVI. S. 589. 1904.

23. B. Höber und A. Königsberg, Farbstoffausscheidungen durch die Niere. Pflügers Arch. Bd. CVIII. 1905.

24. H. Joseph, Beiträge zur Flimmerzellen- und Centrosomenfrage. Arb. aus d. Zoolog. Inst. d. Univ. Wien. Bd. XIV. 1903.

25. Keber, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichtiere. Königsberg 1851.

26. M. Kollmann, Recherches sur les Leucocytes et le tissu lymphoide des Invertébrés. Annales des Sciences naturelles. Zoologie. Sér. 9. T. VIII. 1908.

27. A. Kowalevsky, Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. Biol. Centralblatt. Bd. IX. S. 66—70. 1889.

28. M. Krahelska, Über den Einfluß der Winterruhe auf den histolog. Bau einiger Landpulmonaten. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLVI. 1910.

29. Kruckenberg, Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung des Harnstoffes und der Amidosäure bei wirbellosen Tieren. Vergleichende Studien. 1. Reihe. 2. Abt. 1880.

30. H. Lacaze-Duthiers, Mémoires sur l'organe de Bojanus des Acéphales Lamellibranches. Ann. des sciences nat. 4. Sér. 1885. T. IV. p. 267—319.

31. A. Létellier, Étude de la fonction urinaire chez les Mollusques acéphales. Arch. de Zool. expér. (2). T. 5bis. Mém. Nr. 1. p. 159. 1887 auch Thèse. Paris 1888.
32. — La fonction urinaire s'excerce, chez les Mollusques acéphales, par l'organe de Bojanus et par les glandes de Keber et de Grobben. Compt. Rend. T. CXII. p. 56—58. 1891; Bull. d. l. Soc. Linnéenne de la Normand. 5. p. 8—12. 1891.
33. L. Leydig, Lehrbuch der Histologie. 1857.
34. Lindemann, Beiträge zur Theorie der Harnabsonderung. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. Bd. LIX. 1908.
35. P. Marchal, L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. Mém. Soc. Z. France. T. III. p. 31—87. 1889.
36. Mayer et Rathery, Etude sur le corps fungiforme du Poulpe (Octopus vulg.). Histologie normale. Histologie et Physiologie au cours des éliminations provoquées. Journal de l'Anat. et de la Phys. norm. et path. 1907.
37. — Histophysiologie du rein de Tupinambis Teguixin. Journ. de l'Anat. et de la Phys. norm. et path. 1909.
38. Meckel, System der vergleichenden Anatomie. Bd. II und VI.
39. R. Metzner, Die Absonderung und Herausbeförderung des Harnes. Handbuch der Physiologie des Menschen. Herausgegb. v. Nagel. Bd. II. 1906.
40. — Über die Beziehungen der Granula zum Fettansatz. Arch. f. Anat. u. Entwg. 1890.
41. Fr. Meves, Über den Einfluß der Zellteilung auf den Secretionsvorgang nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve. Festschrift zum 70. Geburtstag von Kupffer. Jena 1899.
42. — Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Anat. Anz. Bd. XXXI. 1907.
43. — Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weißen Blutzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXV. 1910.
44. A. Nicolas, Sur quelques détails relatifs à la morphologie des éléments épithéliaux des canalicules des corps de Wolff. C. R. Soc. Biol. Paris (8.) T. V. p. 337—339. [Zitiert nach Metzner.] 1888.
45. — Contribution à l'étude des cellules glandulaires. 1. Les éléments des canalicules du rein primitif chez les Mammifères. Int. Monatsschr. Anat. Phys. Bd. VIII. 1891.
46. A. Pütter, Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
47. W. M. Rankin, Über das Bojanussche Organ der Teichmuschel. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIV. 1890.
48. R. Rassbach, Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cell. Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Hft. 3. 1912.
49. Cl. Regaud, Sur les fonctions mitochondriales de diverses espèces cellulaires. Compt. rend. Assoc. Anat. Marseille. 1908.
50. L. Sanzo, Zur Kenntnis des Stickstoff-Stoffwechsels bei marinen wirbellosen Tieren. Biolog. Centralblatt. Bd. XXVII. S. 479—491. 1907.

51. A. Schmidt, Zur Physiologie der Niere. Über den Ort und Vorgang der Harnausscheidung. Pflügers Archiv. Bd. XLVIII. S. 34. 1891.

52. W. Schoppe, Die Harnkügelchen bei Wirbellosen und Wirbeltieren. Anat. Hefte. Bd. VII. 1897.

53. Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. I. Teil. 1848.

54. O. v. d. Stricht, Contribution à l'étude du mécanisme de la sécrétion urinaire. Compt. Rend. T. CXII. p. 161—963. 1891.

55. — Contribution à l'étude histologique du rein. Modifications de cet organe après exstirpation de celui du côté opposé. Ann. Soc. Méd. Gand. 1892.

56. T. Suzuki, Zur Morphologie der Nierensecretion unter physiologischen und pathologischen Bedingungen. Mit einem Vorwort von L. Aschoff. Freiburg i. B. Jena 1912.

57. K. Takaki, Über die Stäbchenstruktur der Niere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX. 1907.

58. Todaro, Sur les organes excréteurs des Salpidés. Arch. ital de Biol. Bd. XXXVIII. p. 33ff. 1902.

59. A. Trambusti, Untersuchungen über den Mechanismus der Secretion und Excretion der Nierenzellen in normalem und pathologischem Zustande. Centralbl. Path. Bd. X. S. 8—16. 1899. Atti Acad. Sc. Med. Nat. Ferrara. Anno 72. p. 131—151.

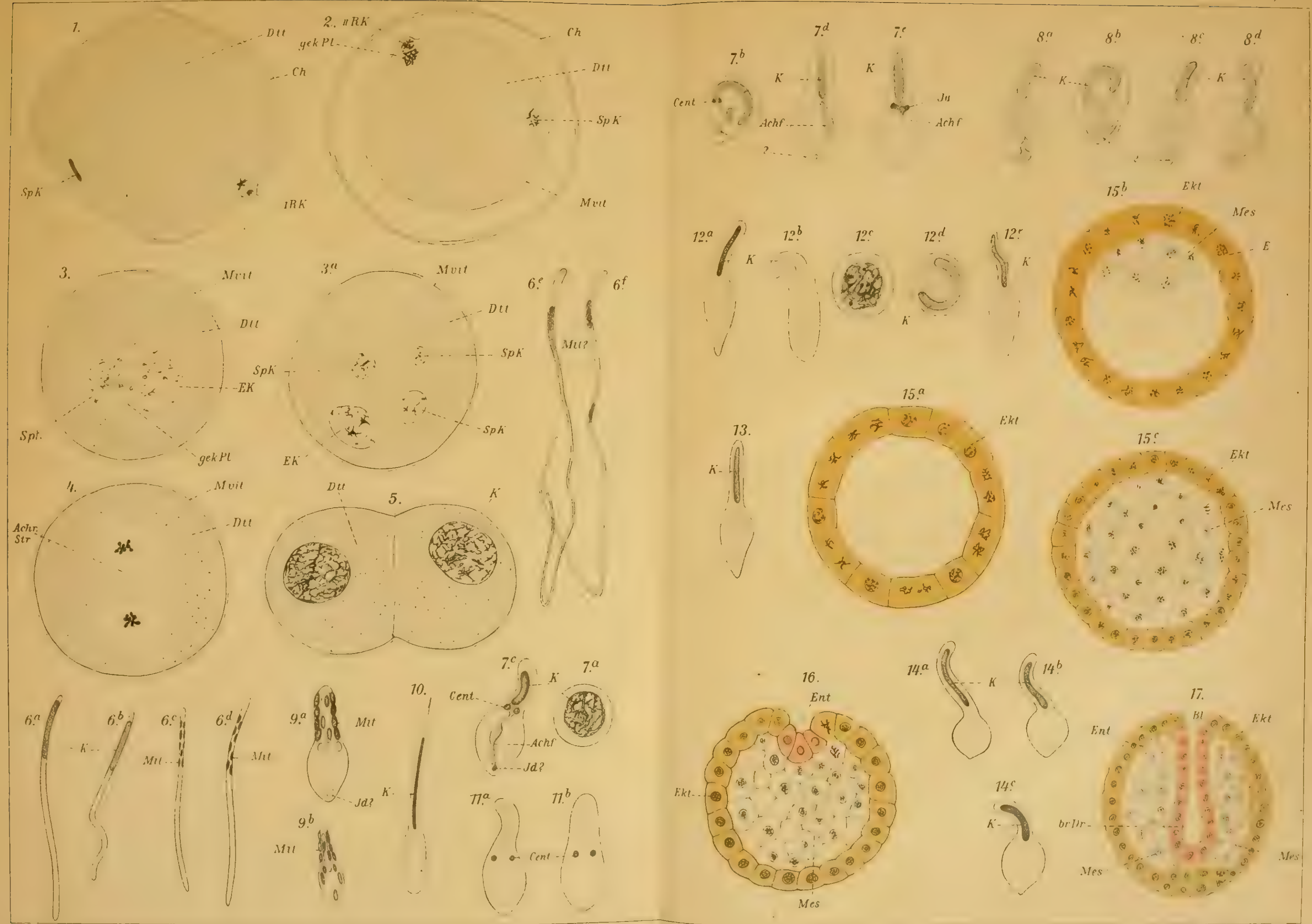
60. Tribondeau, Note sur les phénomènes histologiques de la sécrétion et de l'excrétion de l'urin dans les cellules des tubes contournés du rein chez les Serpents. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LIV. p. 131—133. 1902.

61. F. Weidenreich, Die Leucocyten und verwandte Zellformen. Ergebnisse der Anat. u. Entwg. Bd. XIX. 1909.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





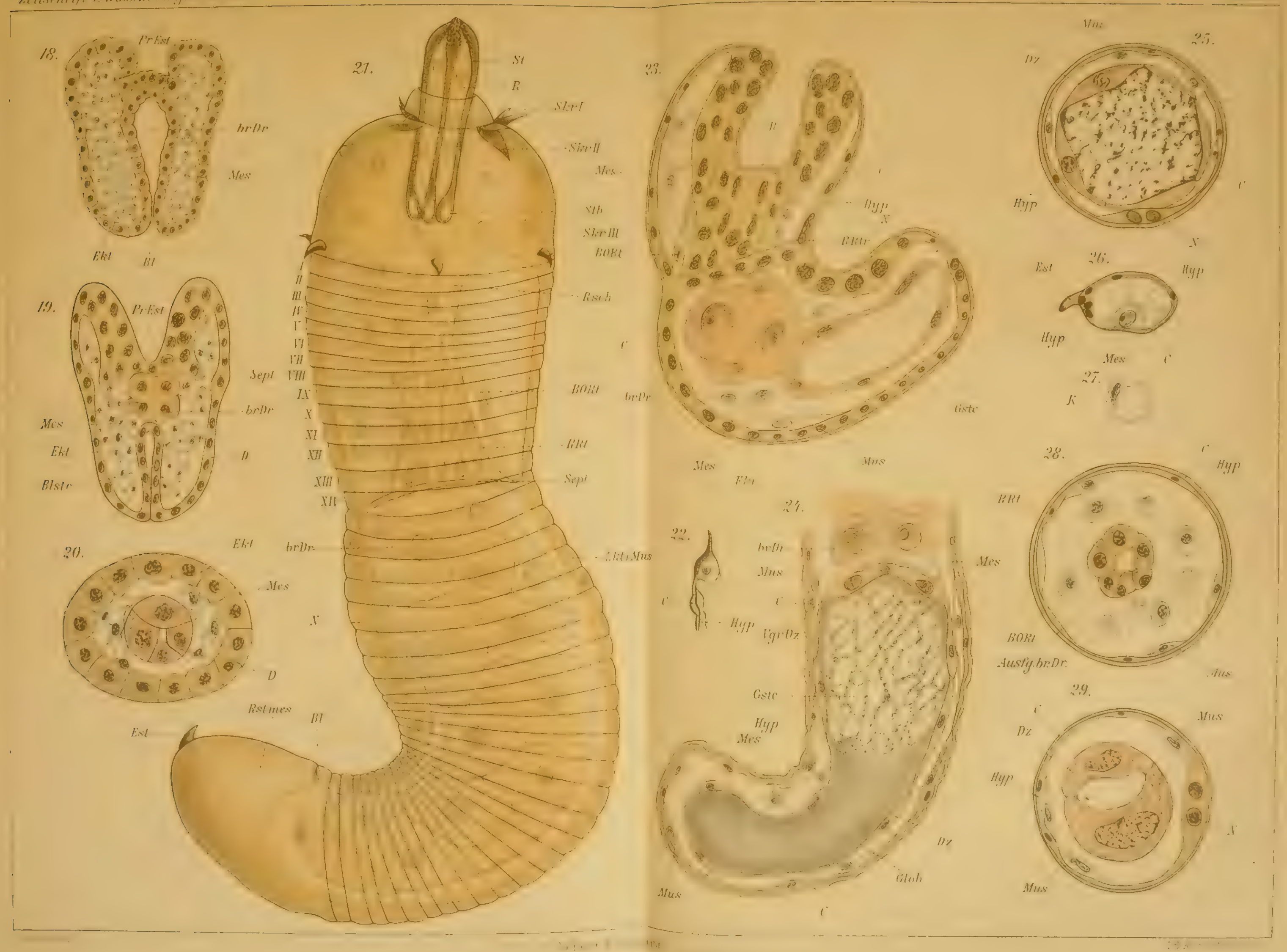


Wilhelm Engelmann in Leipzig





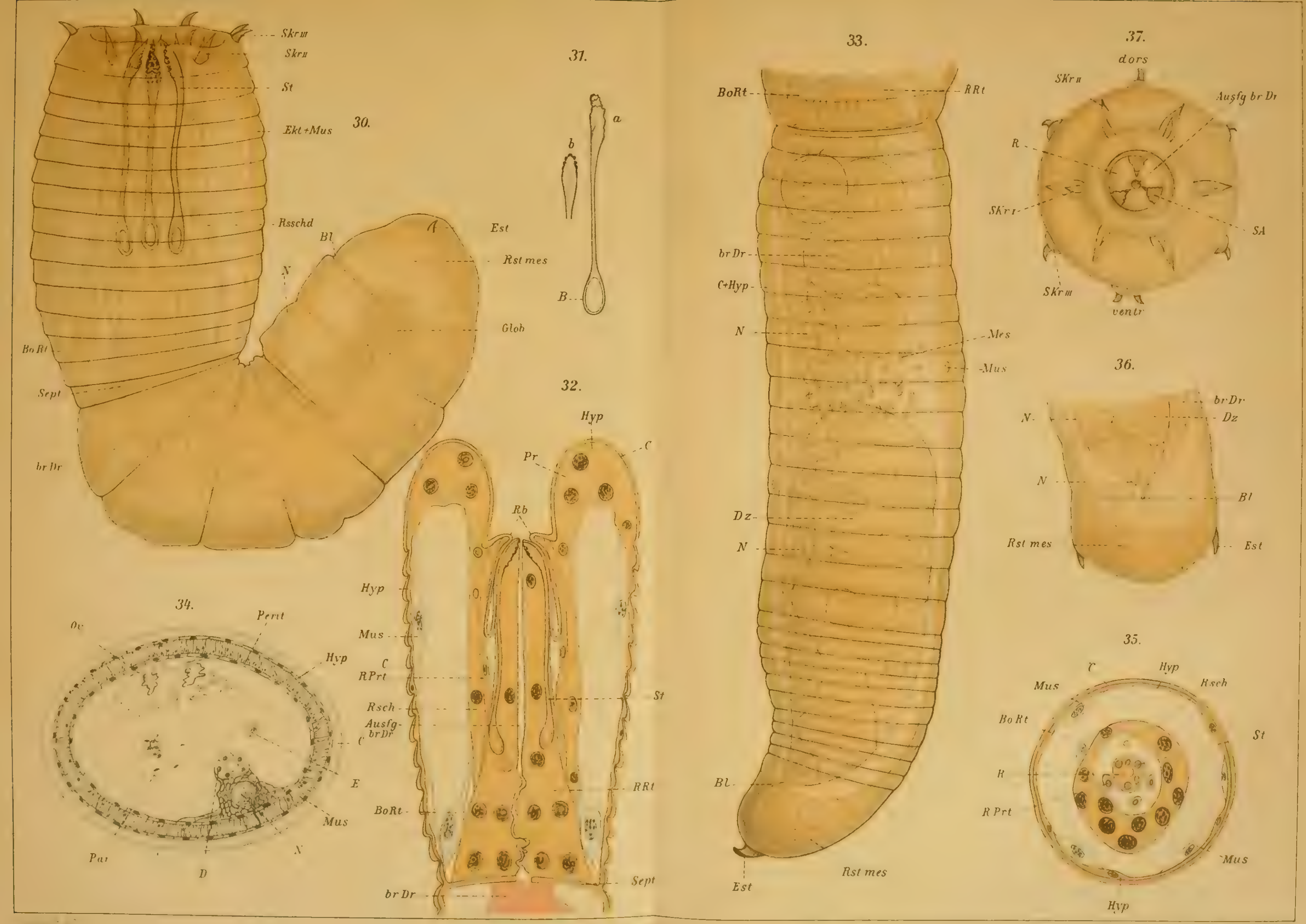








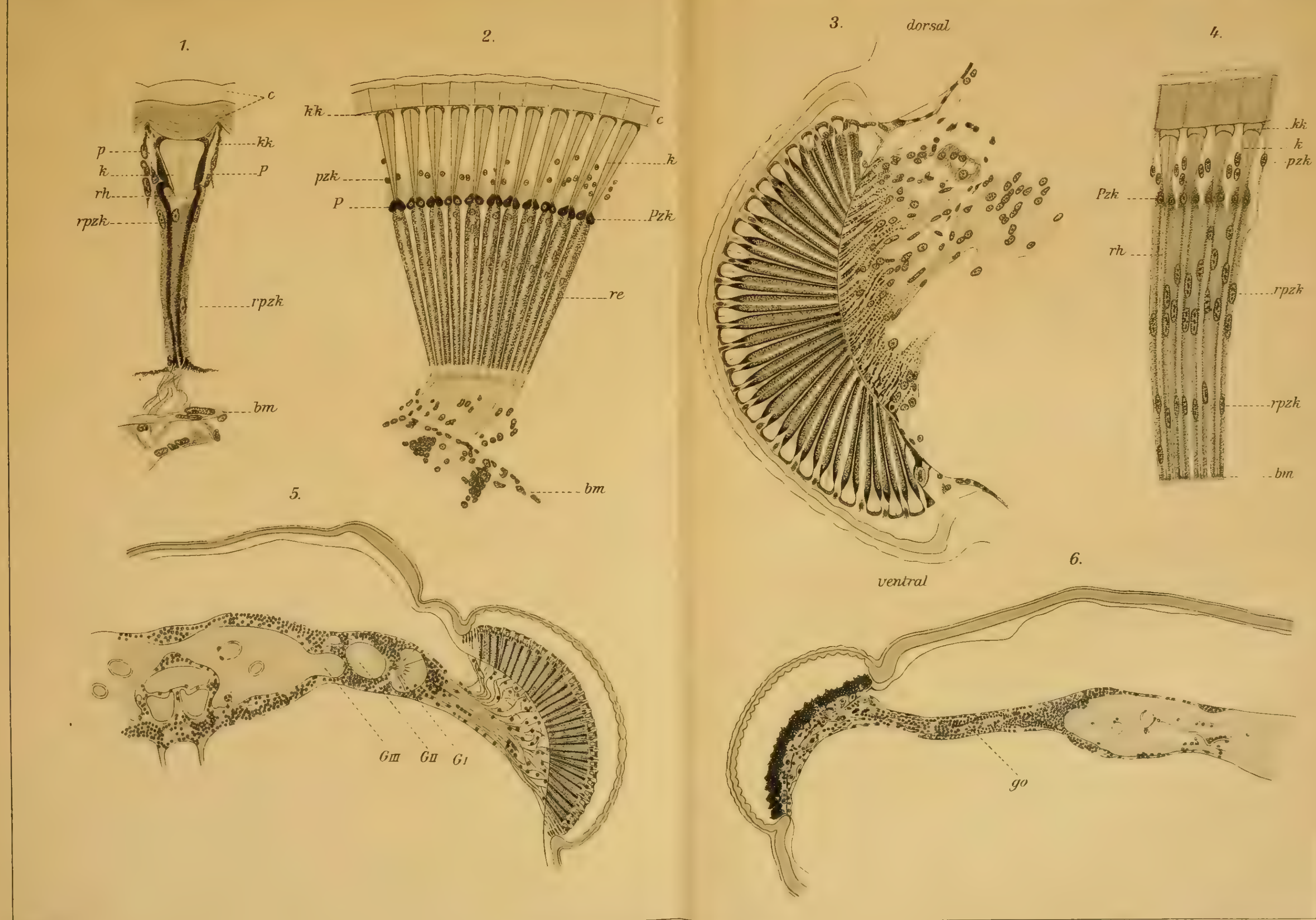



30.
Skr III
Skr II
St
Ekt+Mus
Rsschd
Bl
Est
Rst mes
N
Glob
Bo Rt
Sept
br Dr
31.
a
b
B
32.
Hyp
C
Pr
Rb
Mus
RPrt
Rsch
Ausfg-br Dr
BoRt
St
RRt
Sept
br Dr
33.
BoRt
RRt
br Dr
C+Hyp
N
Mes
Mus
Dz
Bl
Est
Rst mes
34.
Ov
Perit
Hyp
C
E
Mus
N
D
37.
dors
SKr II
Ausfg br Dr
R
SKr I
SA
SKr III
ventr
36.
br Dr
N
Dz
Bl
Rst mes
Est
35.
C
Hyp
Mus
Rsch
Bo Rt
St
R
R Prt
Mus
Hyp





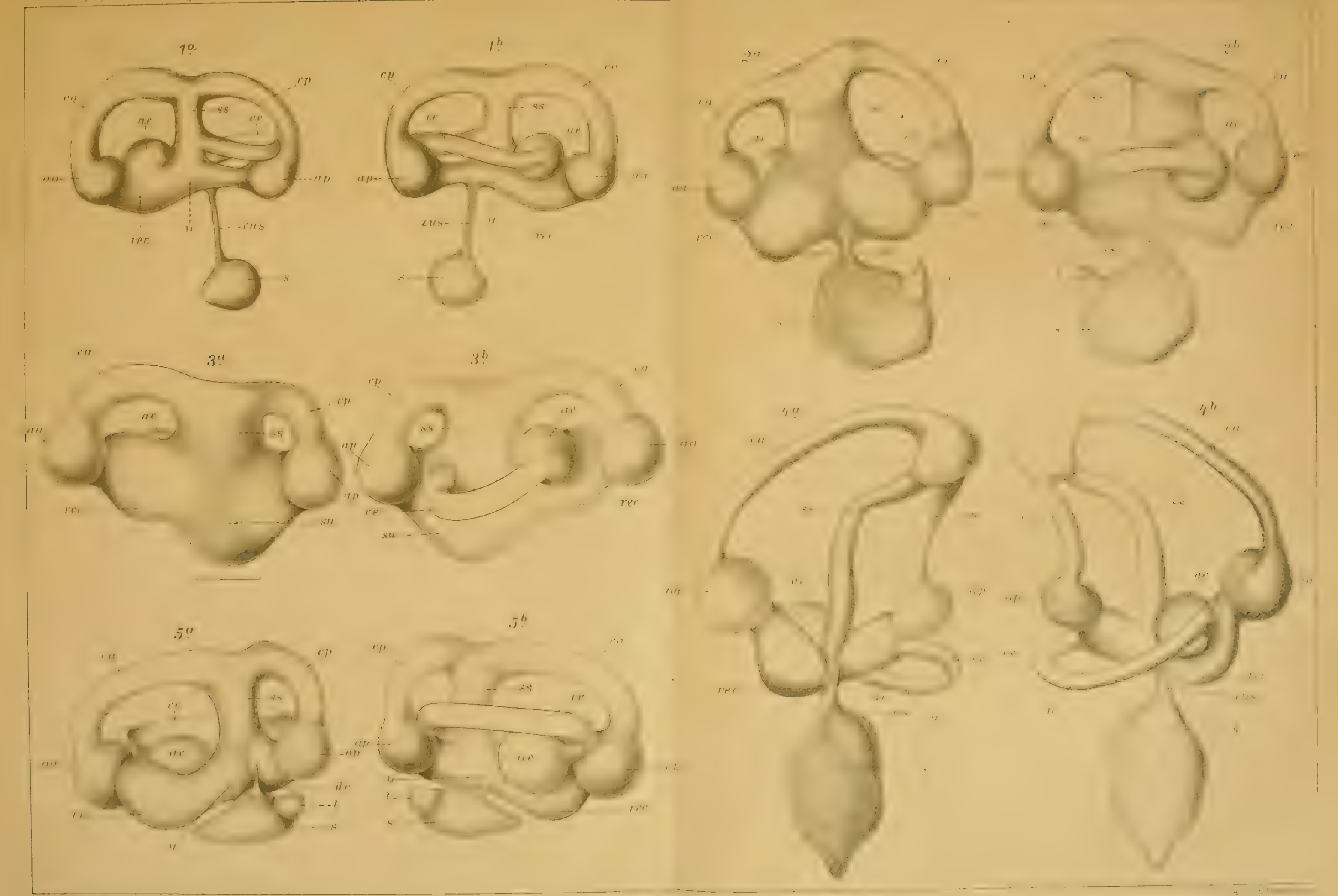



1.
c
p
kk
k
P
rh
rpzk
rpzk
bm
2.
kk
c
k
pzk
P
Pzk
re
bm
3.
dorsal
ventral
4.
kk
k
pzk
Pzk
rh
rpzk
rpzk
bm
5.
GIII
GII
GI
6.
go

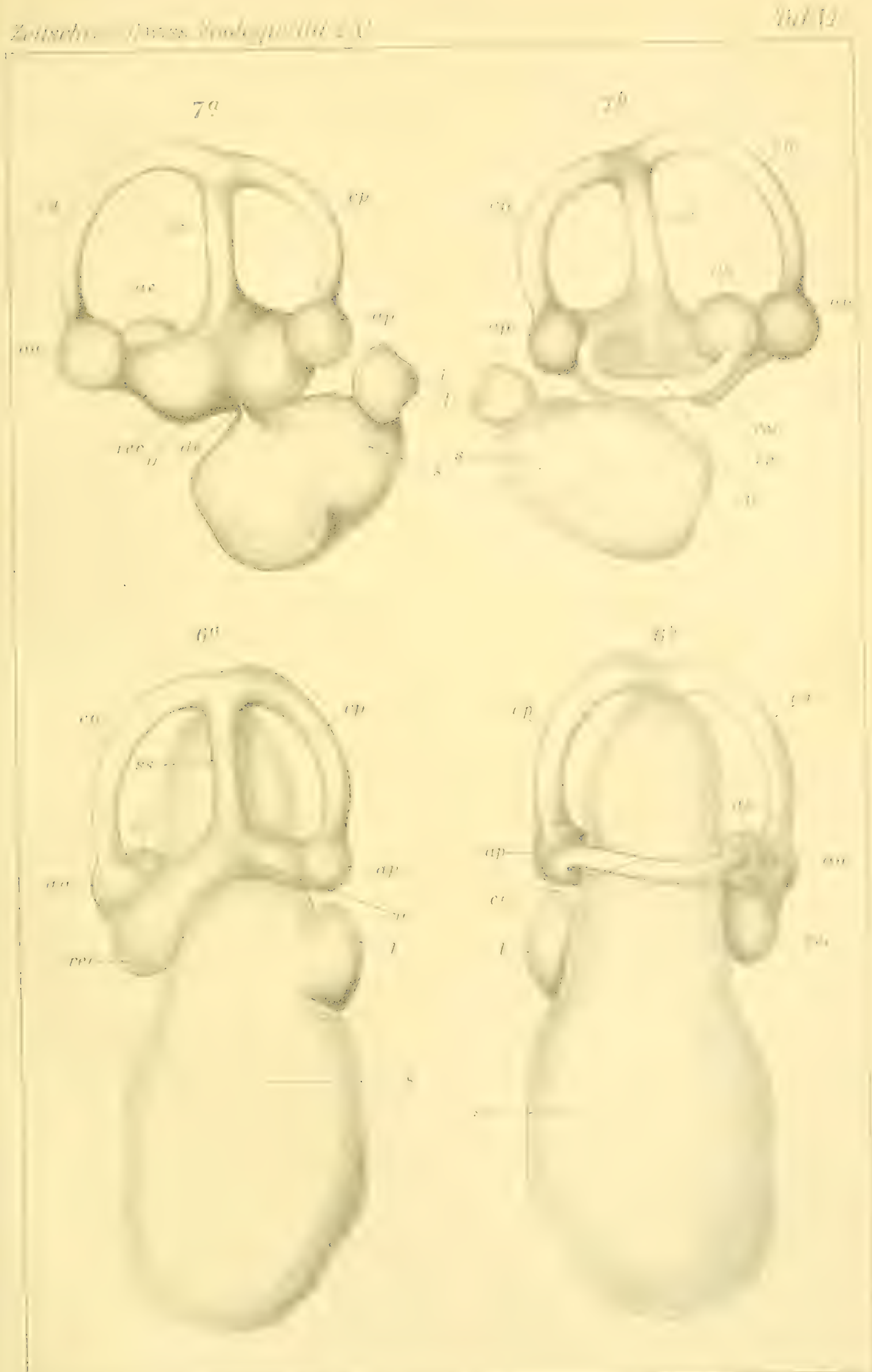







1a
1b
2a
2b
3a
3b
4a
4b
5a
5b
cp
ca
ae
ss
aa
ap
rec
u
cus
s
ce
su
de
l











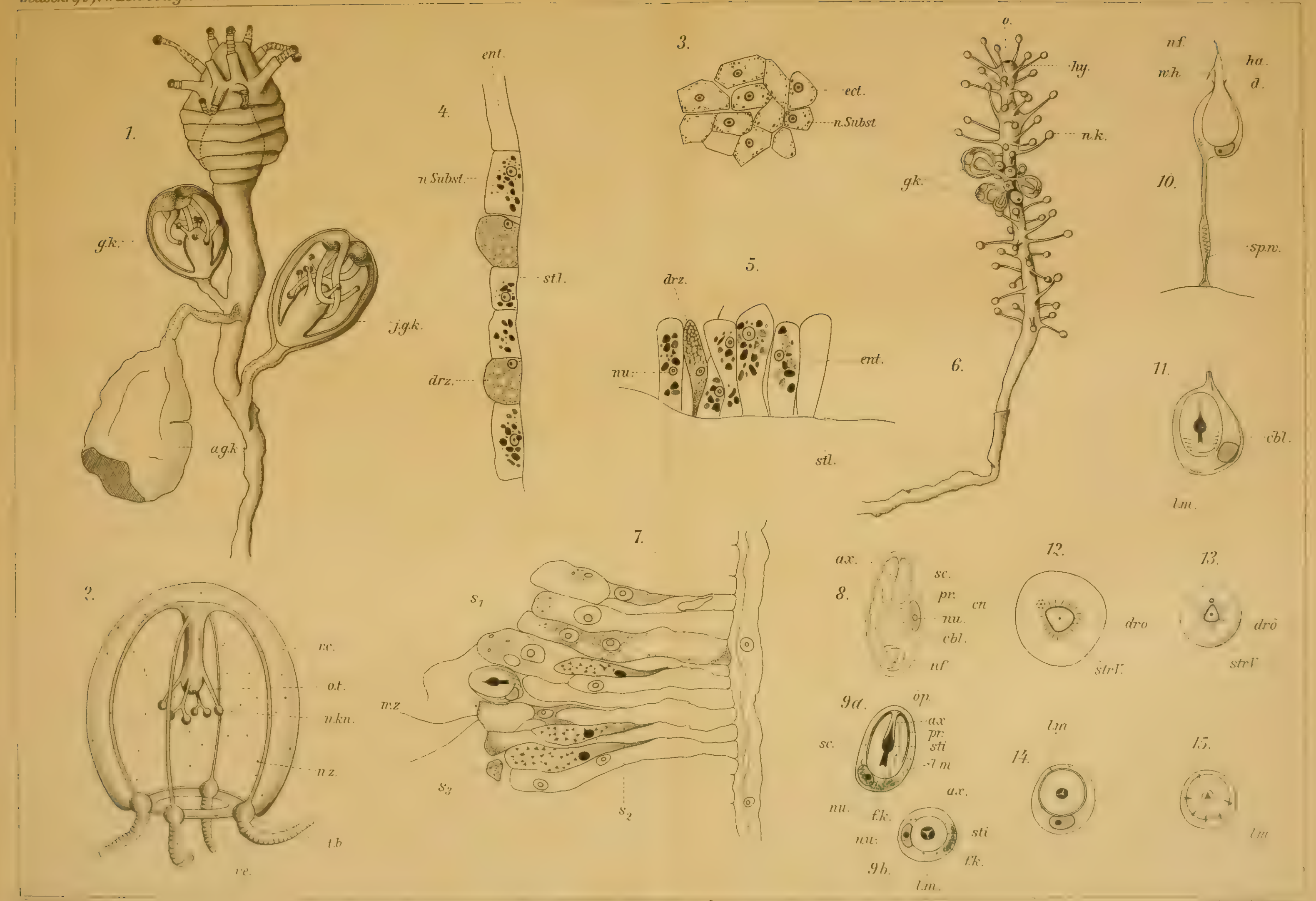


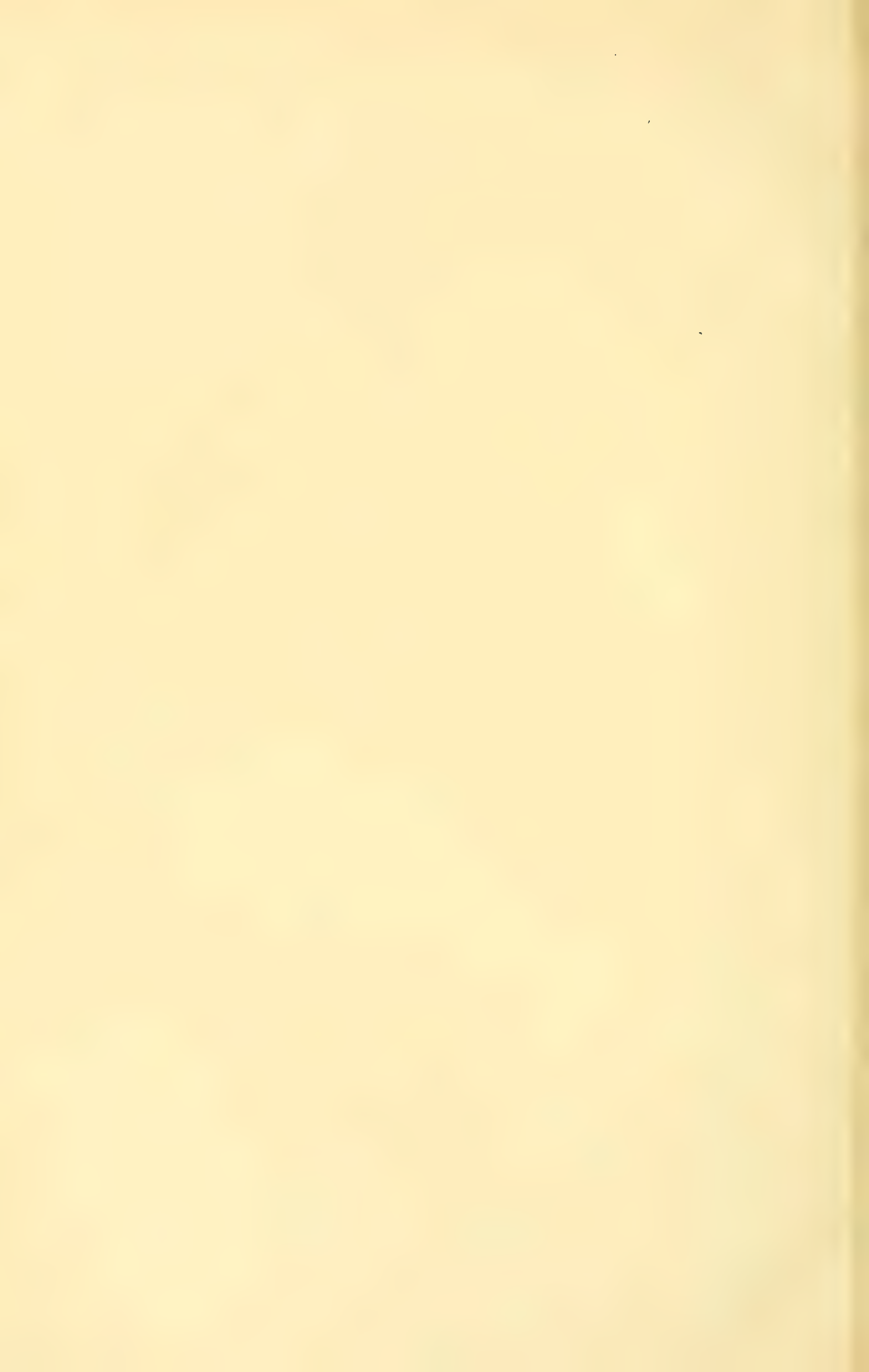
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig
Wilhelm Engelmann








1.
g.k.
j.g.k.
a.g.k
2.
r.c.
o.t.
n.kn.
n.z.
t.b
r.c.
3.
ect.
n.Subst
4.
ent.
n.Subst.
stl.
drz.
5.
drz.
nu.
ent.
stl.
6.
o.
hy.
n.k.
g.k.
7.
s_1
w.z
s_3
s_2
8.
ax.
sc.
pr.
cn
nu.
cbl.
nf
9a.
op.
ax
pr.
sti
l.m
sc.
nu.
ax.
f.k.
nu.
sti
f.k.
9b.
l.m.
10.
nf.
ha.
w.h.
d.
sp.w.
11.
cbl.
l.m.
12.
dro
strV.
13.
drö
strV.
14.
l.m
15.
l.m







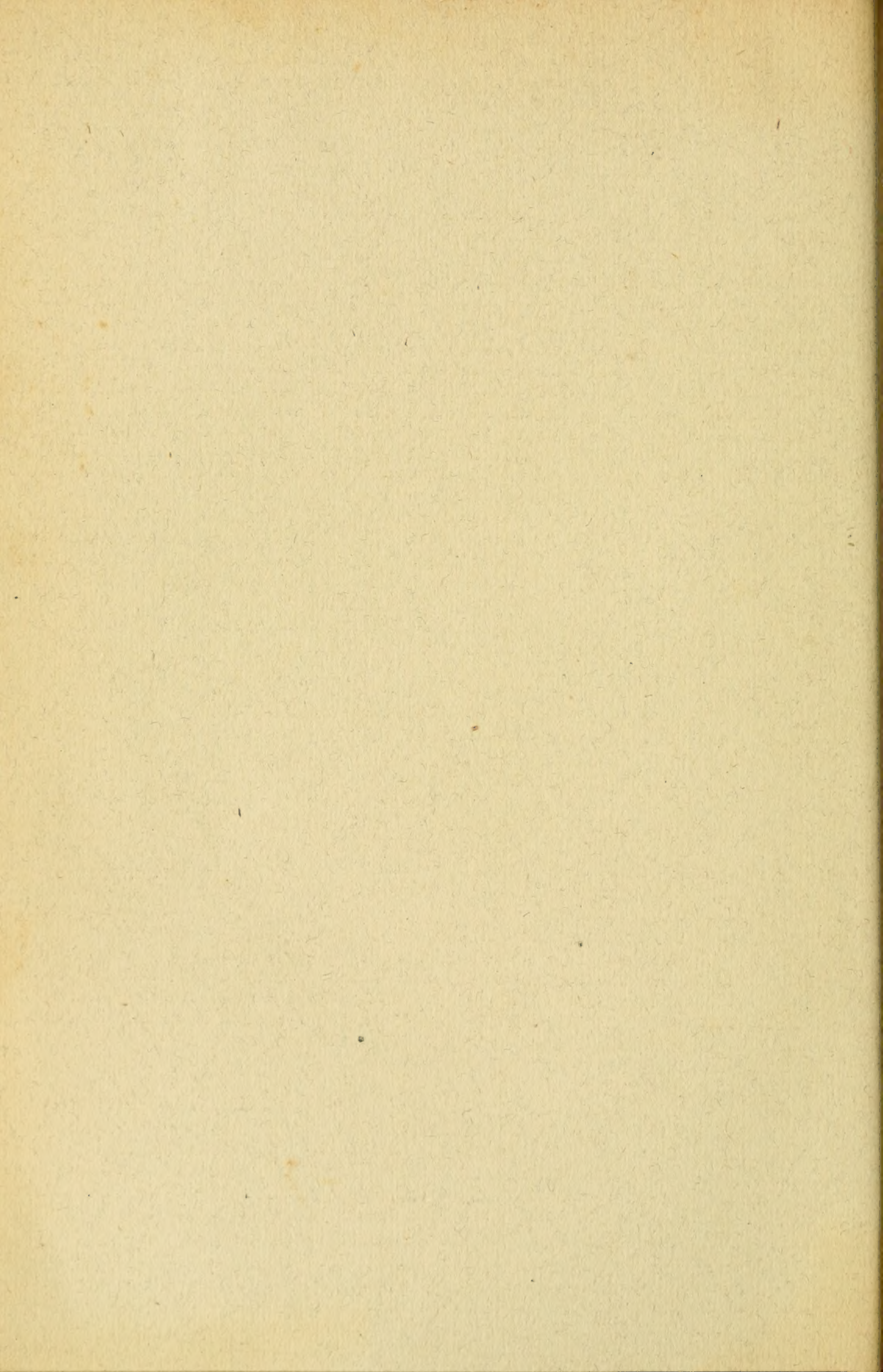

23.
w.c.
rc.
n.p.
nu.
20.
22.
stl.
ent.
ect.
mf.
m.f.
st.
w.c.
stb.
ect.
stl.
t.b.
ve.
ent.
m.fd.
n.fd.
omf.
n.st.
n.st.
18.
24.
ent.
ect.
lm.
n.b.
sple.
16.
fk.
lm.
kz.
17.
te.
25.
rc.
mf.
19.
21.
ciz.
kz.
ciz.
stl
w.c.
n.z.
ect.












MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01856

